ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

THÈSE

PRÉSENTÉE AU CONCOURS D'AGRÉGATION

(SECTION DES SCIENCES NATURELLES)

15 janv. 1874

DE LA FEUILLE

PAR

JOANNES CHATIN

Pharmacien de première classe,
Docteur ès sciences, Docteur en médecine,
Préparateur d'Histoire naturelle à l'École supérieure de Pharmacie,
Secrétaire de la Société de Biologie et de la Société Philomatique,
Ancien Élève de l'École des Hautes Études
(section des Sciences naturelles).

PARIS

J. ARNOUS DE RIVIÈRE ET Cᵉ
IMPRIMEURS DE L'ÉCOLE DE PHARMACIE
26, RUE RACINE, 26

1874

ECOLE SUPERIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

THÈSE

PRÉSENTÉE AU CONCOURS D'AGRÉGATION

(SECTION DES SCIENCES NATURELLES)

DE LA FEUILLE

PAR

Joannes CHATIN

Pharmacien de première classe,
Docteur ès sciences, Docteur en médecine,
Préparateur d'Histoire naturelle à l'École supérieure de Pharmacie,
Secrétaire de la Société de Biologie et de la Société Philomatique,
Ancien Élève de l'École des Hautes Études
(section des Sciences naturelles).



PARIS
J. ARNOUS DE RIVIÈRE ET Cie
IMPRIMEURS DE L'ÉCOLE DE PHARMACIE
26, RUE RACINE, 26
1874

JUGES DU CONCOURS.

MM. Balard, *Président*.
Berthelot.
Bouis.
Chevallier.
Gavarret.
Milne-Edwards (Alphonse).
Planchon (G.).

JUGES SUPPLÉANTS.

MM. Baudrimont.
Caventou (Eugène).
Lutz.
Regnauld.

CANDIDATS.

MM. Bouchardat (Gustave).
Chatin (Joannes).
Petit.

Le titre seul de cette Thèse suffit à montrer l'étendue et les difficultés du sujet que j'avais à traiter; aussi n'ai-je point songé à présenter une histoire complète de la Feuille, tâche impossible à réaliser dans de telles conditions, mais à retracer d'une façon générale les points essentiels de cette histoire, m'attachant surtout à faire connaître les principaux travaux dont elle a été l'objet de la part des observateurs de notre époque.

La localisation des principes colorants, autres que la chlorophylle, étant encore peu connue, j'ai cru devoir l'étudier tout particulièrement, ce qui m'a conduit à entreprendre une série de recherches destinées à éclairer cette partie de l'histoire anatomique de la Feuille; quatre planches coloriées résument l'ensemble des résultats ainsi obtenus.

Quant au plan général de ce travail, il se trouve indiqué par la

nature même du sujet : j'étudierai d'abord la Feuille dans ses formes et ses modifications principales, puis, après avoir rappelé brièvement les lois de la phyllotaxie, je résumerai les particularités anatomiques de la Feuille pour terminer par l'histoire physiologique de cet organe.

PREMIÈRE PARTIE.

MORPHOLOGIE.

CHAPITRE PREMIER.

DE LA FEUILLE PROPREMENT DITE.

La *Feuille* est un organe appendiculaire, porté par la tige, de couleur généralement verte et affectant presque constamment, au moins dans une portion de son étendue, l'apparence d'une lame d'épaisseur variable.

Parties constitutives de la feuille. — Toute feuille complète présente trois parties que leur situation et leur aspect permettent de distinguer aisément, au moins dans la plupart des cas : au point où les faisceaux fibro-vasculaires destinés à la feuille se séparent de la tige, ils sont souvent assez écartés pour former une sorte de tube embrassant une portion variable de la circonférence de la tige et portant, pour ce motif, le nom de *gaîne;* puis les mêmes faisceaux se rapprochent les uns des autres de manière à constituer une partie grêle et élancée qui est le *pétiole.* A l'extrémité du pétiole, les faisceaux fibro-vasculaires s'épanouissent de façon à former une sorte de partie plane et lamelliforme, c'est-à-dire le *limbe* de la feuille. Chacune de ces parties peut affecter, au point de vue morphologique, des dispo-

sitions particulières et souvent remarquables, ainsi qu'on va pouvoir le constater par quelques exemples.

Gaîne.—Tantôt très-développée comme dans certains groupes naturels (la plupart des Monocotylédones et des Ombellifères), elle peut au contraire manquer totalement, ainsi qu'on le constate dans le Houx et beaucoup d'autres plantes. — Selon un certain nombre de botanistes (Lindley, etc.), les stipules qu'un grand nombre de feuilles offrent à leur base, ne seraient que des modifications de la gaîne.

Cette dernière partie offre souvent de précieux caractères pour la classification; ainsi d'une façon générale on peut considérer les feuilles des Graminées comme présentant une gaîne fendue, tandis que celle-ci est le plus souvent entière dans les Cypéracées. Cette différence n'est d'ailleurs pas absolue, car Adanson avait déjà signalé les feuilles de certains *Melica* comme présentant une gaîne fermée (1) et, depuis lors, une semblable disposition a été retrouvée chez diverses autres Graminées (2). D'après Dupont, sur quatre cents espèces examinées par lui dans cette famille, trois cents seulement auraient offert une gaîne fendue (3). Plus récemment, Th. Clauson ayant repris cette étude sur deux cents types spécifiques appartenant aux flores de France et d'Algérie (4), a fréquemment trouvé, dans le même genre, des espèces à gaîne fendue et d'autres à gaîne tubuleuse (*Cynosurus*, *Scleropoa*, *Glyceria*, etc.).

Pétiole. — Tantôt assez long, tantôt très-court, le pétiole peut même manquer complétement, la feuille étant alors *sessile*. Ce support est parfois cylindrique comme dans le *Tropæolum majus*, ou subcylindrique (*Clematis Vitalba*, etc.), plus souvent il est comme canaliculé par une gouttière ou rainure qui le parcourt en son milieu; rarement, comme dans le *Trapa natans*, il présente un renflement prononcé.

(1) Adanson, *Famille des plantes*, 1763, p. 26, 27.

(2) Kœrber, *Descript. Gram.*, 1802, p. 1.
Lestiboudois, *Essai sur la famille des Cypéracées*, 1819, p. 10.

(3) Dupont, *Sur la gaîne des feuilles des Graminées* (*Journal de Physique*, t. XXXIX, p. 241).

(4) Clauson, *Observations sur la gaîne et la vernation dans la famille des Graminées* (*Bull. Soc. Bot.*, t. VI, 1859, p. 199, 482).

Dans la plupart des cas, la face la plus large du pétiole est tournée dans le même sens que le limbe, de façon à maintenir celui-ci dans sa position normale; lorsqu'au contraire cette face rencontre le limbe à angle droit, il en résulte une fixité insuffisante dans la position de la feuille qui est dite *tremblotante ;* les bouleaux et les peupliers en offrent des exemples vulgairement connus.

Généralement rectiligne, le pétiole peut cependant s'enrouler autour des corps voisins ; tel est celui des *Clematis* et de certains *Fumaria.*

Le pétiole est dit *auriculé*, lorsqu'il présente, sur certains points de son étendue, des expansions membraneuses latérales (*Citrus Histrix*, *C. Aurantium*).

Dans certaines plantes, le limbe de la feuille venant à manquer, l'organe appendiculaire se trouve réduit à son pétiole qui conserve rarement alors sa forme normale (*Strelitzia juncifolia*) et revêt au contraire, presque toujours, l'apparence d'une lamelle membraneuse; on lui donne, dans ce cas, le nom de *phyllode*. Les *Acacia* de la Nouvelle-Hollande (*Acacia heterophylla*, *longifolia*, etc.) sont des types classiques, pour ainsi dire, dans lesquels il est aisé de constater la présence de ces sortes de feuilles roides et dirigées verticalement, lesquelles sont uniquement constituées par des pétioles.

Sous l'influence de l'eau diverses plantes présentent une véritable phyllodination ; sur un même pied de Sagittaire ou d'*Alisma natans* on trouve ainsi des feuilles aériennes normalement constituées, et au dessous d'elles, des feuilles submergées qui se présentent comme d'étroits rubans.

Pour les divers *Acacia*, etc., il ne saurait y avoir doute sur la nature des phyllodes, mais de Candolle n'a-t-il pas généralisé trop facilement cette conception, lorsqu'il a décrit les feuilles des Jacinthes et des Iris comme formées uniquement par « un pétiole foliacé faisant l'office de limbe (1) » ?

Limbe. — Le limbe est la partie essentielle de la feuille; il est généralement membraneux, plat et étalé. On lui distingue une *base* par laquelle il s'attache au pétiole ou, si la feuille est sessile, à la tige:

(1) De Candolle, *Organographie végétale*, t. I, p. 288.

un *sommet* directement opposé à la base; souvent une *côte* ou faisceau médian qui sépare en deux *côtés* les deux *faces* inférieure et supérieure limitées par les *bords* du limbe; enfin celui-ci possède une sorte de squelette intérieur constitué par les ramifications des faisceaux pétiolaires, c'est-à-dire par les *nervures*. La disposition de ces dernières déterminant la forme de l'organe, je crois utile de rappeler quels sont les principaux types de nervation.

Dans les Monocotylédons, les nervures secondaires sont peu saillantes (1) et les nervures principales sont généralement parallèles (*feuilles curvinerves* et *rectinerves*); chez les Dicotylédons, au contraire, les nervures émettent des ramifications successives s'écartant sous un certain angle (*f. angulinerves*); dans ce dernier cas, la nervation peut affecter trois dispositions principales :

1° Nervures secondaires s'isolant de la nervure médiane en se dirigeant à droite et à gauche comme les barbes d'une plume (*f. penninerves*);

2° Nervures s'irradiant dès la base du limbe (*f. palminerves*);

3° Nervures s'irradiant encore dès le point de jonction du pétiole avec le limbe, ce point ne se trouvant plus au pourtour du limbe, mais vers le milieu de sa face inférieure (*f. peltinerves*).

Ce dernier mode de nervation a été très-soigneusement étudié par M. Duchartre, qui a montré qu'il pouvait avoir deux origines différentes qu'on peut distinguer de la manière suivante :

A, *peltation par soudure:* si l'on trace une ligne prolongeant la nervure médiane du limbe en arrière de sa base marquée par l'extrémité du pétiole, cette ligne ne rencontrera pas de nervure et parcourra un espace uniquement cellulaire.

B, *peltation par ramification du pétiole à son extrémité.* La ligne menée comme précédemment rencontrera une nervure équivalente ou à peu près équivalente aux autres. Cette dernière sorte de peltation est la moins fréquente ; d'ailleurs, bien que tenant à l'organisation même de la feuille, elle peut être remplacée par la première,

(1) Au sujet des nervures secondaires des Monocotylédons, voy. C. Grœnlund *in Botanisk Tidskrift*, t. V, Copenhague, 1866.

de façon à rendre moins tranchée la ligne de démarcation entre les deux (1).

Les *Nelumbium* présentent un excellent type de peltation par uniformité de ramification; quant aux feuilles peltées par soudure elles constituent la généralité.

Certaines feuilles sont peltées dans leur jeunesse, qui ne le seront plus à l'âge adulte; telles sont celles des Ricins, dans lesquelles on observe les phénomènes suivants, dont j'emprunte la description à M. Baillon : « Si l'on examine comment les nervures se comportent à « leur apparition, on voit que du sommet du pétiole diverge un fais- « ceau infundibuliforme de ces nervures qu'on dira plus tard digi- « tées. Le parenchyme s'étend de l'une à l'autre et forme avec elles « une sorte de cornet continu. Cependant ce cornet s'échancre sur « un des points de son ouverture; on peut voir alors que la nervure « qui, partie de l'extrémité du pétiole, s'avance vers cette échancrure, « s'est bifurquée, pour suivre chacune des lèvres de celle-ci, tandis « que toutes les autres sont encore simples. Cette nervure affecte « donc alors la disposition d'un Y, et l'angle que forment les deux « branches supérieures par leur rencontre, se trouve dépourvu de « parenchyme. Le jambage basilaire est donc le trait d'union qui « persiste entre les deux moitiés de la base de la feuille; mais comme « ce jambage va désormais s'accroître très-peu relativement aux deux « branches supérieures divergentes de l'Y, la peltation va se détruire « graduellement et finira par être imperceptible. Accidentellement « elle pourra cependant subsister, et c'est ce qui arrive très-souvent « dans la variété du *Ricinus communis*, qu'on a nommée *R. afri-* « *canus* (2). »

Classifications basées sur l'étude de la nervation. — On conçoit que l'examen du mode de nervation des feuilles puisse fournir de précieux caractères pour la détermination des espèces fossiles; aussi, depuis

(1) Duchartre, *Note sur une feuille monstrueuse de Tilleul, suivie de quelques considérations sur les feuilles peltées* (*Bulletin de la Société Botanique de France*, t. IV, p. 267, séance du 13 mars 1857).

(2) Baillon, *id.*

l'époque où les beaux travaux de MM. Ad. Brongniart et Sternberg ont tracé cette voie, de nombreux observateurs l'ont-ils successivement parcourue, et plusieurs se sont trouvés ainsi conduits à formuler des essais de classification basés sur la considération de ces caractères. Je me borne à indiquer celle de Buch (1) et à résumer brièvement les conclusions du Mémoire considérable de d'Ettingshausen et Pokorny :

A. *Monocotylédons.* — Dans les Graminées, la feuille est parcourue par quelques nervures parallèles et plus ou moins proéminentes, entre lesquelles se trouvent isolées de fines nervures intermédiaires; l'étude de ces nervures, tant principales qu'intermédiaires, considérées dans leur nombre, leur écartement, peuvent fournir de bons caractères différentiels; les autres Monocotylédons à nervures paralèlles diffèrent nettement des Glumacées. Quant aux Monocotylédons supérieurs, on pourrait les diviser selon la nervation parallèle et arquée, mais il y a trop d'intermédiaires pour qu'on puisse constamment et sûrement l'employer; les auteurs cités sont donc d'avis qu'il vaut mieux se servir des caractères différentiels tirés des nervures transversales anastomotiques. Dans ce groupe de Monocotylédons (Liliacées indigènes, Amaryllidées, Smilacées), il n'y a que peu ou point de nervures transversales qui, lorsqu'elles existent, naissent sous un angle de 80 à 90°; dans l'autre groupe (Orchidées indigènes, Alismacées, Naïadées), les nervures transversales sont plus développées, bifurquées ou ramifiées, naissent sous un angle inférieur à 60°. Les types à nervation pennée n'existeraient parmi nos plantes indigènes que dans l'*Arum* et le *Paris*.

B. *Dicotylédons.* — Leurs nervations si compliquées peuvent, d'après d'Ettingshausen et Pokorny, se grouper dans deux divisions dont l'une comprendrait la majeure partie des penninerves de de Candolle et dont la seconde renfermerait les autres penninerves et une partie des palminerves D C. Les caractères les plus importants ont été fournis par la mesure des angles d'émergence, les distances réci-

(1) Voy. Duchartre, *Éléments de Botanique*, p. 326.

proques et les dimensions des nervures de chaque degré, caractères assez constants en de certaines limites (1).

Formes et Divisions du limbe. — Les feuilles peuvent être *arrondies*, *ovales*, *lancéolées*, *linéaires*, *tubulées*, *sagittées*, *réniformes*, *cordiformes*, *aiguës* et *obtuses*. Je crois inutile d'insister sur ces termes qui sont employés ici avec le sens qu'on leur donne dans le langage vulgaire.

La feuille est *entière* quand son limbe est continu et sans incision; s'il présente de légères entailles, elle est *dentée;* si les incisions ne dépassent pas la moitié de la distance qui sépare le bord de la côte, la feuille est *fide*; si au contraire elles s'avancent davantage vers la côte, la feuille est *partite*, etc.; ces termes entrent d'ailleurs dans la formation des mots composés destinés à rappeler l'aspect de la feuille (*f. pinnatifide*, *pinnatipartite*, etc.).

Parfois le limbe présente de véritables perforations, tel est celui de l'*Ouvirandra* sur lequel j'aurai bientôt à revenir.

Feuilles composées.—J'ai supposé jusqu'à présent que les faisceaux vasculaires qui composent le pétiole se répandaient toujours dans un seul et même limbe; dans ce cas la feuille est *simple*, tandis qu'elle est au contraire *composée* lorsque ces mêmes faisceaux vont se rendre dans un certain nombre de limbes distincts ou *folioles* qui sont parfois supportées par des *pétiolules* ou subdivisions du pétiole commun (2).

D'une façon générale on peut rapporter les feuilles composées à

(1) D'Ettingshausen et Pokorny, *Physiotypia plantarum austriacarum*, Wien, 1855-56; *Bonplandia*, 1856, p. 206.

D'Ettingshausen, *Beitrag zur Kenntniss der Nervation der Gramineen* (*Sitzungsberichte der K. Akad. der Wissens*), Wien, 1865, p. 403.

Voy. Ami Boué, in *Bull. Soc. Bot. de France*, t. III, p. 126, séance du 9 mai 1856.

(2) Au sujet des caractères distinctifs des feuilles simples et composées, voy. la note de M. Clos, in *Bull. Soc. Bot. de France*, t. VIII, p. 616, séance du 27 décembre 1861.

Parmi les théories les plus récentes et les plus originales qu'ait fait naître l'étude des feuilles composées, je citerai celle de Gorham (*On the composite structure of the simples leaves;* in *The Monthly microscopical journal*, mars 1869, p. 155).

deux grands types, les *feuilles composées pennées* et les *feuilles composeés digitées ;* quant aux *feuilles composées peltées*, elles sont si peu fréquentes qu'il est inutile d'y insister.

Les feuilles pennées naissent sur les bords du pétiole commun, soit directement (*f. unipennées*), soit par l'intermédiaire des pétiolules (*f. bipennées*); ceux-ci peuvent même émettre à leur tour des pétioles d'ordre secondaire, la feuille est alors *tripennée;* ces folioles peuvent être opposées deux à deux par leur base (*f. oppositipennées*) ou bien être *alternipennées.* Les feuilles oppositipennées, que l'on désigne aussi sous le nom de *feuilles conjuguées*, peuvent se composer d'un nombre variable de paires de folioles, on les dit ainsi *unijuguées*, *bijuguées*, etc. (Richard). — Enfin, le sommet de cette feuille composée peut porter une foliole impaire (*f. imparipennée*) ou en être au contraire dépourvu, cas dans lequel la feuille est dite *brusquement pennée.*

Dans les feuilles composées digitées, les folioles s'insèrent toutes au sommet du pétiole, soit directement, soit au moyen de pétioles secondaires ou tertiaires.

On désigne sous le nom de *feuilles décomposées* les feuilles composées qui ont leurs folioles rattachées à l'axe commun par des pétioles secondaires; elles sont dites *surdécomposées* lorsque ces pétiolules sont d'ordre tertiaire.

Feuilles ternées. — Ces feuilles méritent à peine une mention spéciale, car ce sont de simples feuilles composées à trois folioles; si celles-ci partent du même niveau, la feuille appartient au type digité, c'est ce qu'on observe dans le Trèfle ; si, au contraire, la foliole impaire est élevée d'une quantité appréciable au-dessus du point d'insertion des folioles latérales, comme dans le Sainfoin oscillant, on aura évidemment affaire à une feuille composée pennée.

Si l'on imagine que les deux folioles latérales viennent à disparaître, on aura une feuille *composée unifoliolée,* type auquel on rapporte les feuilles de quelques Légumineuses et Aurantiacées, particulièrement celles des *Citrus*, de plusieurs *Genista*, etc.

Succession de feuilles simples et composées. — Lorsqu'on suit le développement de certaines plantes, de quelques Légumineuses (*Pha-*

seolus, etc.), par exemple, on constate que la tige ne porte d'abord que des feuilles simples, les feuilles composées ne se montrant que plus tard, tandis que d'autres plantes de la même famille (*Ulex europæus*) présentent des feuilles composées sur un jeune pied qui plus tard ne portera plus que des feuilles simples (1).

Variabilité des Feuilles. — Le *Campanula rotundifolia*, si commun aux environs de Paris, est constamment cité pour l'extrême dissemblance qu'on remarque entre ses feuilles caulinaires et ses feuilles dites radicales, les premières étant étroites et allongées, tandis que les secondes sont arrondies et justifient seules ainsi le nom spécifique sous lequel cette plante est désignée. Une polymorphie encore plus curieuse est offerte par le *Broussonetia papyrifera.*

On observe souvent des changements importants dans les feuilles d'une même plante suivie depuis la germination jusqu'au développement de ses fleurs, et Rossmann, qui a spécialement étudié ces phénomènes de *Phyllomorphose*, admet trois cas principaux :

A. *Phyllomorphose laminaire :* Le limbe subit seul des modifications importantes dans sa configuration, le pétiole variant uniquement de longueur.

B. *Phyllomorphose pétiolaire :* Le pétiole modifie sa forme essentiellement et régulièrement en même temps que le limbe et plus tard indépendamment de celui-ci.

C. *Phyllomorphose égale :* Les modifications du limbe et celles du pétiole suivent une marche parallèle.

Quant aux détails des phénomènes de phyllomorphose, ils peuvent se résumer ainsi : 1° Le pétiole et le limbe se comportent généralement, dans le cours de la phyllomorphose, d'une manière dissemblable, rarement de la même manière. 2° Il est très-rare que le limbe et le pétiole subissent simultanément des modifications analogues. 3° Dans l'étendue d'un seul et même axe, il peut se présenter des modifications différentes (2).

Feuilles anormales. — Dans le *Dionaea muscipula*, Droséracée abon-

(1) Duchartre, *Éléments de Botanique*, p. 323.
(2) J. Rossmann, *Beitraege zur Kenntniss d. Phyllomorphose*, 1857.

dant dans les lieux marécageux de l'Amérique du Nord, on observe que les feuilles, toutes radicales, présentent un pétiole dilaté et spatuliforme auquel succède un limbe arrondi et échancré aux deux extrémités de celui de ses diamètres qui fait suite au pétiole; les bords de ce limbe sont denticulés et ciliés et ses deux parties peuvent s'appliquer l'un contre l'autre par une sorte de mouvement de charnière, de façon à emprisonner les Insectes qui viennent à s'y poser. — Selon Dassen, ces deux moitiés du disque seraient formées par deux folioles distinctes; pour Meyen, ce que j'ai décrit comme un pétiole dilaté serait réellement le limbe, tandis que la portion arrondie et terminale ne représenterait qu'une partie accessoire.

Dans la Châtaigne d'eau (*Trapa natans*), les feuilles inférieures qui demeurent submergées subissent la transformation qu'on observe dans les feuilles placées dans un tel milieu, c'est-à-dire qu'elles sont comme capillaires; mais les feuilles supérieures, qui flottent en rosette à la surface du liquide, offrent une anomalie fort curieuse : leur limbe rhomboïdal est, en effet, porté sur un pétiole qui se renfle, vers le milieu de sa longueur, en une sorte de vésicule remplie d'air qui donne à la feuille une grande légèreté et peut être ainsi comparée à une sorte de vessie natatoire.

Le *Pontederia crassipes*, sur lequel je reviendrai d'ailleurs plus loin, offre également un pétiole vésiculeux (1).

Dans certains *Allium*, dans le *Lobelia Dortmanna*, c'est, au contraire, le limbe qui devient vésiculeux; les curieuses ascidies de certaines Lentibulariées (*Utricularia*) ont également une origine foliaire, quoique certains auteurs allemands les décrivent comme de nature axile. — Les *Sarracenia* offrent des organes analogues, mais beaucoup plus développés et formés en majeure partie par le pétiole de la feuille, dont le limbe ne constitue guère que l'opercule de l'ascidie (Duchartre). — Les curieuses modifications des feuilles de *Cephalotus* établissent le passage entre les ascidies des *Sarracenia* et celles des *Nepenthes*, trop connues pour que je répète ici leur description : on sait que pour plusieurs botanistes l'expansion foliacée basilaire serait le vé-

(1) Duchartre, art. MACRE et PONTEDERIA in *Dictionnaire de d'Orbigny*.

ritable limbe, se prolongeant en vrille apicilaire, dont la terminaison se transformerait de façon à constituer l'urne ; pour D. Hooker (1), cette vrille porterait une glande terminale dont l'ascidie ne serait qu'un développement particulier. Les recherches histologiques de M. Faivre conduisaient à comparer cette urne à un limbe foliaire ; le savant doyen de la Faculté des sciences de Lyon ayant trouvé dans cette ascidie tous les tissus caractéristiques du limbe et déposés dans le même ordre, l'opercule offrirait la même structure (2).

Plantes aphylles. — On trouve surtout dans ce groupe un grand nombre de plantes grasses, Cactées, Euphorbiacées, etc., dans lesquelles des épines sont souvent les seuls représentants de feuilles devenues physiologiquement inutiles par suite de l'organisation spéciale de la surface même de la tige. Cependant le genre *Pereskia*, voisin de Cactées aphylles, offre de véritables feuilles pétiolées assez grandes et de forme généralement oblongues.

(1) D. Hooker, in *Transactions. of the Linnean Society*, t. XXII, p. 415.
(2) Faivre, *Sur la structure et les usages des urnes des Nepenthes*, 1872.

CHAPITRE II.

ORGANES DÉRIVÉS DE LA FEUILLE.

Il est plusieurs organes dont l'origine doit être recherchée dans la feuille même et dont certains acquièrent une importance considérable : telles sont, par exemple, les pièces des divers verticilles floraux. On conçoit que dans un travail du genre de celui-ci, ces résultats si intéressants de la métamorphose ne sauraient être mentionnés que pour mémoire, mais il est d'autres organes qui, dérivés aussi de la feuille, présentent un réel intérêt au point de vue des modifications que celle-ci peut subir et dont je crois devoir, pour cette raison, rappeler les dispositions principales ; telles sont les stipules, les vrilles, etc.

Stipules. — Les stipules sont, de toutes les productions foliacées, celles dont la nature est la plus évidente, même aux yeux du vulgaire, puisqu'elles se présentent le plus souvent avec l'apparence et le tissu des feuilles ; on les considère généralement comme formées par la gaîne qui, pour les constituer, se serait plus ou moins isolée de la feuille elle-même (1).

Les stipules sont souvent fort petites, mais dans certaines Légumineuses et particulièrement dans le *Lathyrus Aphaca,* les stipules prennent un développement énorme au point de simuler l'apparence de véritables feuilles, mais celles-ci ont disparu et ne sont plus réduites qu'à des filets contournés en spirales. D'après M. Lombard, voici comment se produirait, chez le *L. Aphaca,* cette disparition des feuilles :

(1) Duchartre, *Éléments de Botanique*, p. 385.

les cotylédons restant enfouis dans le sol, il se forme d'abord de petites bractées sur l'axe qui grandit, puis deux, rarement trois feuilles espacées de 1 à 2 centimètres et normales, c'est-à-dire composées de deux folioles oblongues ou linéaires-oblongues, mucronulées, à pétiole très-finement et brièvement aristés, muni de stipules bien plus petites, mais d'une forme assez semblable à celles qui vont occuper la place des feuilles dans le reste de l'axe. La tige, en se prolongeant, n'offre plus dès lors que des stipules et, en même temps, à l'aisselle de petites bractées qui ont précédé les feuilles normales, se développent les rameaux qui porteront plus tard les fleurs, tandis que le rameau primitif se dessèche par la base et perd ses feuilles composées, dont il ne reste plus trace dans le courant d'avril, quand commence la floraison (1).

Sous le rapport de leurs relations avec les parties voisines, les stipules peuvent être *pétiolaires*, c'est-à-dire soudées avec le pétiole sur une étendue plus ou moins considérable (*Rosa*), ou bien, au contraire, être *caulinaires*, c'est-à-dire libres de toute adhérence avec le pétiole (*Viola*, *Faba*, *Cofea*, etc.).

Les stipules sont presque toujours disposées symétriquement, chacune d'elles occupant un des côtés de la base de la feuille. Elles sont d'ailleurs respectivement asymétriques et ressemblent plutôt, lorsqu'on examine chacune d'elles en particulier, à une moitié d'organe qu'à un organe entier (Duchartre).

La disposition symétrique est surtout très-évidente dans un grand nombre de Rubiacées : leurs feuilles étant opposées et possédant chacune deux stipules, il en résulte deux stipules distinctes situées de chaque côté de la tige entre les deux feuilles ; mais souvent alors elles se soudent de façon à simuler l'existence d'une seule stipule placée entre les deux feuilles.

Dans nos Rubiacées indigènes, on constate qu'il existe toujours des feuilles verticillées qui, pour de Candolle, étaient formées par un assemblage de stipules et de vraies feuilles fort semblables à celles-ci.

(1) A. Lombard, *Sur les feuilles normales du Lathyrus Aphaca* (*Bull. Soc. Bot. de France*, t. XVI, séance du 12 février 1869).

M. Germain de Saint-Pierre pense qu'il y a là non-seulement multiplication de feuilles par transformation des stipules, mais encore dédoublement des véritables feuilles (1).

Dans les feuilles alternes, les stipules qui accompagnent une même feuille peuvent aussi se souder au point de se confondre l'une avec l'autre, et selon que cette soudure s'opérera sur le bord externe ou sur le bord interne (par rapport à la feuille), il en résultera, dans le premier cas, une stipule *oppositifoliée*, et dans le second, une stipule *axillaire*.

De Candolle admettait comme général ce mode de formation des stipules axillaires par soudure de deux latérales unies par leur bord interne et rapportait à une semblable origine l'*ocrea* des Polygonées qui eût été formé par la fusion de deux stipules unies de façon à constituer une sorte de cornet périphérique. Auprès de l'ocrea doit venir se placer la stipule périphérique qui, dans les *Ficus*, enveloppe la feuille naissante et se détache lorsque celle-ci a acquis un certain développement.

A. de Saint-Hilaire a décrit, dans les *Potamogeton*, une large stipule embrassante et membraneuse située entre le pétiole et la tige (2), et M. Cosson a montré que certaines espèces de ce genre, caractérisées par des feuilles engaînantes, possèdent une stipule adhérente à la face interne de la gaîne foliaire et libre au delà, ce qui établit la transition avec la *ligule* des Graminées qu'on s'accorde généralement à regarder comme le sommet libre d'une stipule axillaire soudée inférieurement avec la face interne du pétiole engaînant. Or, pour A. de Saint-Hilaire, l'ocrea des Polygonées serait entièrement comparable à la ligule des Graminées; il convient toutefois de remarquer que la première est soudée avec le pétiole et entière, tandis que la seconde est plus soudée et libre à ses deux bords (3).

Sous le nom de *stipelles*, certains botanistes décrivent des expansions de même nature que les stipules latérales, mais plus réduites et

(1) Germain de Saint-Pierre, *Sur la disposition des feuilles dans la famille des Rubiacées* (*Bull. Soc. Bot. de France*, t. I, p. 72, séance du 28 juin 1854).

(2) A. de Saint-Hilaire, *Morphologie végétale*, p. 194.

(3) A. de Saint-Hilaire, *Morphologie végétale*, p. 198.

s'observant à droite et à gauche des folioles de certaines feuilles composées.

Beaucoup de plantes sont dépourvues de stipules, mais on remarque que la présence ou l'absence de ces parties forme un caractère constant ou presque constant dans la plupart des familles. Les stipules latérales sont les plus fréquentes (Rosacées, Légumineuses, Malvacées, Violacées), les axillaires sont plus rares (Polygonées, Magnoliées vraies). — Krause, Norman et M. Duchartre ont montré que dans certains végétaux décrits comme manquant de stipules (Crucifères), celles-ci existent réellement dans le jeune âge, mais s'arrêtent bientôt dans leur développement; il y a donc là un phénomène inverse de celui qu'on observe dans le *Lathyrus Aphaca* et que j'ai rapporté précédemment d'après M. Lombard.

Vrilles foliaires. — Au premier rang des vrilles dont l'origine doit être rapportée à la feuille, je citerai celles de ce même *Lathyrus Aphaca*, où toutes les folioles avortant, on ne trouve plus que deux larges stipules entre lesquelles est une vrille qui représente la vraie feuille.

Dans une autre espèce du genre *Lathyrus* (*L. latifolius*), deux folioles de la feuille pennée ont seules conservé leur apparence normale, les autres s'étant transformées en un nombre égal de filets plus ou moins spiralés et dont l'ensemble constitue une *vrille rameuse.*

On trouve à la base de la feuille des *Smilax* deux vrilles simples et opposées qu'Auguste de Saint-Hilaire a regardées comme dérivant de deux folioles rudimentaires et inférieures, tandis que pour Hugo von Mohl ce seraient deux stipules transformées, origine bien douteuse si l'on songe à la rareté des stipules chez les Monocotylédons. L'opinion de de Candolle se rapprochait davantage de celle d'Auguste de Saint-Hilaire puisqu'il regardait ces vrilles des *Smilax* comme formées par deux segments basilaires de la feuille.

Quant à la vrille des Cucurbitacées, on peut dire qu'il est peu de questions morphologiques qui aient donné lieu à plus de controverses. Pour les uns (de Candolle, Gasparrini, Braun, Seringe, Payer, Fer-

mond, Lestiboudois, Guillard, Clos, Cauvet), elle est d'origine foliaire; pour les autres (Fabre, Naudin, Decaisne), elle dériverait d'organes axiles (rameaux ou pédoncules) pouvant émettre, quand ils se divisent, des fleurs et des feuilles. Certains botanistes ont rapporté ces vrilles aux racines.

La plupart des auteurs que je viens de citer ont demandé leurs preuves à la morphologie; quelques-uns (Lestiboudois, Guillard, Payer, Cauvet) ont plus ou moins considéré le sujet au point de vue anatomique; la tératologie, souvent évoquée, a semblé donner raison tour à tour à toutes les opinions. — Si l'on étudie la structure de ces vrilles en la comparant avec celle des racines, des tiges, des pédoncules et des feuilles des divers genres (*Cucurbita*, *Bryonia*, *Benincasa*, *Ecballium*, *Lagenaria*, *Cucumis*, etc.), on constate que les vrilles simples ou indivises sont toujours de nature axile (rameau ou pédoncule), tandis que les vrilles rameuses correspondent par leur corps ou axe commun à des pédoncules; par leurs ramifications, tantôt à des pédoncules, tantôt à des feuilles (1).

Épines foliaires. — On sait que les épines sont généralement de nature axile; cependant il en est quelques-unes dont l'origine doit être rapportée à la feuille (limbe ou pétiole) comme dans l'*Asparagus horridus*, le *Ribes Uva-crispa*, le *Berberis vulgaris*, dans beaucoup de Cactées, etc.; ailleurs, comme dans le Faux-Acacia ou le Jujubier, ce sont des stipules qui se sont transformées en épines.

(1) Ad. Chatin, *Sur la vrille des Cucurbitacées* (*Comptes rendus*, t. LXII, p. 72, 1866).

DEUXIÈME PARTIE.

PHYLLOTAXIE.

La disposition des feuilles sur la tige peut être considérée soit par rapport aux diverses parties de la tige même (feuilles radicales, caulinaires, raméales, etc.), soit relativement à la comparaison des feuilles entre elles. Cette dernière étude, de beaucoup la plus importante, constitue ce qu'on nomme la *Phyllotaxie* (φύλλον, feuille, et τάξις, ordre).

Charles Bonnet semble être le premier qui se soit occupé de ce sujet, car si Grew et Malpighi ont soupçonné quelques-unes des règles relatives à l'arrangement des feuilles sur la tige, on ne saurait pourtant admettre qu'ils aient fait sérieusement progresser la science botanique sur ce point.

On peut, avec de Candolle, reconnaître deux grandes classes dans la disposition des feuilles: 1° feuilles placées au nombre de deux ou plus sur un même plan horizontal autour de la tige; 2° feuilles se présentant toujours solitaires sur une même coupe horizontale.

A. — Lorsque sur la même coupe il n'y a que deux feuilles situées l'une vis-vis-de l'autre, on dit qu'elles sont *opposées :* tel est le mode de groupement des feuilles dans les Labiées, les Valérianées, les Cornées, etc.; dans les cas où, sur le même plan horizontal, se trouvent plusieurs feuilles groupées ainsi en cercle autour d'un point, on dit qu'elles sont *verticillées:* telles sont celles du *Nerium Oleander*, de nos Rubiacées indigènes et de certaines Conifères.

B. — Lorsque les feuilles sont solitaires sur une même section transversale, on dit qu'elles sont *éparses*, ou mieux *alternes*.

Feuilles opposées. — Les feuilles opposées affectent généralement une disposition réciproquement croisée : les feuilles de la seconde paire coupent à angle droit celles de la première ; au-dessus de celles-ci naissent les feuilles de la troisième paire qui coupent les feuilles de la seconde paire comme celles-ci ont coupé celles de la première, etc. Les Labiées, les Jasminées offrent d'une façon générale cette disposition ; on ne connaît guère que deux exceptions : l'*Ajuga genevensis* et le *Globulea ovallata*, où les feuilles opposées sont disposées en paires spirales ; la seconde paire ne coupant la première que sous un angle aigu, la troisième faisant avec la seconde un angle égal, de sorte que la première n'est rencontrée que par la sixième ou septième (de Candolle).

Feuilles verticillées. — Lorsque le nombre des feuilles verticillées est régulier, on constate que les feuilles du troisième verticille recouvrent celles du premier, celles du quatrième recouvrent celles du second, etc., ce qui tient à ce que chaque feuille d'un verticille inférieur naît dans la place qui correspond à l'intervalle de deux feuilles du verticille inférieur, etc.

En dernière analyse, il est évident qu'il n'y a qu'une simple différence de nombre entre les feuilles opposées ou verticillées par deux et les feuilles disposées selon un verticille plus considérable.

Feuilles alternes ou spiralées. Cycle. — Ainsi que le fait très-justement observer M. le professeur Duchartre, les feuilles alternes seraient plus exactement désignées sous le nom de feuilles spiralées, car on observe qu'elles sont toujours disposées sur les rameaux selon une ligne spirale continue. On nomme *cycle* l'étendue de la ligne spirale qui, menée par le point d'attache d'une feuille, se termine à celui d'une autre feuille qui, dans la longueur de la tige, se trouve placée verticalement au-dessus de la première ; durant ce trajet, cette ligne tournera un certain nombre de fois autour de la tige et rencontrera un nombre variable de feuilles ; or, ces deux données devant se retrouver dans l'expression du cycle, on a l'habitude de représenter celui-ci sous

la forme d'une fraction dont le numérateur indique le nombre des tours de spire compris entre les deux points extrêmes du cycle, tandis que le dénominateur fait connaître combien de feuilles sont comprises dans l'étendue du cycle.

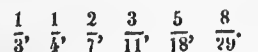
Dans les *Camellia*, par exemple, la feuille n° 3 étant superposée à la feuille n° 1, le cycle ne comprendra que deux feuilles et ne fera qu'une seule fois le tour de la tige; il aura donc pour expression $\frac{1}{2}$ et l'on dira que les feuilles sont dans ce cas *distiques* parce qu'elles ne forment que deux rangées longitudinales (δίστιχος, à deux rangs). — Dans la plupart des *Carex*, les feuilles seront, au contraire, *tristiques*, car il en faudra trois pour compléter le cycle qui sera alors représenté par $\frac{1}{3}$, puisque la spirale qui commence à une feuille termine un tour entier à la quatrième. — Dans la généralité de nos arbres fruitiers et dans un certain nombre de nos espèces forestières, la spire décrit, non plus un tour, mais deux tours de spire autour de la tige, et rencontre cinq feuilles; ce cycle $\frac{2}{5}$, de beaucoup le plus fréquent, est l'expression de l'arrangement du *quinconce*.

Le nombre des cycles capables d'exprimer la disposition des feuilles n'est pas aussi considérable qu'on pourrait l'imaginer et ne dépasse guère la série suivante :

$$\frac{1}{2},\ \frac{1}{3},\ \frac{2}{5},\ \frac{3}{8},\ \frac{5}{13},\ \frac{8}{21},\ \frac{13}{34}.$$

Il suffit d'examiner la succession de ces expressions fractionnaires pour se convaincre que si l'on en excepte les deux premières qui forment le point de départ de la série, chacune des autres est la somme des numérateurs et des dénominateurs des deux fractions précédentes.

Sans entrer ici dans le détail des considérations mathématiques auxquelles l'examen de ces fractions a conduit Braun, je rappellerai qu'il existe encore deux autres cycles dont les termes se succèdent suivant la même loi et sont exprimés par les séries suivantes qu'on rencontre d'ailleurs assez peu souvent :



$$\frac{1}{3},\ \frac{1}{4},\ \frac{2}{7},\ \frac{3}{11},\ \frac{5}{18},\ \frac{8}{29}.$$

$\frac{1}{4}, \frac{1}{5}, \frac{2}{9}, \frac{3}{14}, \frac{5}{23}$, etc.

Ces deux dernières séries, très-peu fréquentes aujourd'hui auraient été beaucoup plus communes chez les plantes fossiles, selon Wright (1).

Angle de divergence. — Si de l'axe du rameau autour duquel s'enroule la spire, on fait partir un rayon allant rencontrer le point d'attache de chaque feuille, on aura, partant d'un centre commun, des rayons dont le nombre indiquera celui des feuilles comprises dans le cycle et dont l'ouverture sera d'autant plus grande que ces feuilles seront moins nombreuses. Cet angle a reçu le nom d'*angle de divergence* (2).

Différents ordres de spires. — On appelle *spire primitive ou génératrice*, la spire qui passe par les points d'attache de toutes les feuilles situées sur la tige : telle est celle qu'on observe dans les divers exemples que j'ai précédemment rapportés. Dans certains cas, au contraire, les feuilles du cycle étant nombreuses et pressées les unes contre les autres, on constate qu'il y a plusieurs *spires secondaires*, suivant lesquelles sont disposées une portion des feuilles du cycle.

Chacun sait que le meilleur exemple d'une semblable disposition est offert par les cônes ou strobiles dans lesquels les écailles sont disposées selon deux ordres de spires secondaires, les unes allant de droite à gauche, les autres de gauche à droite et chacun de ces ordres comprenant la série de toutes les écailles du cône. De sorte que lorsqu'on a reconnu le nombre des spires secondaires, on peut, par le numérotage des écailles, reconnaître la spire génératrice qui n'est pas apparente, de même qu'on peut déterminer ainsi le nombre des feuilles constituant le cycle et celui des tours de spire compris entre les deux points extrêmes du cycle, ce qui fait nécessairement connaître la fraction par laquelle la disposition des feuilles se trouve exprimée (3).

(1) Wright, *The uses and origin of the arrangements of leaves in plants.* — Ce mémoire renferme une critique de la théorie de Bravais.

(2) Voy. à ce sujet : Hilgard, *Phyllotaxis. — Its numeric and divergential law explicable under a simple organological idea* (*Trans. of the Acad. of sciences of Saint-Louis* t. I, p. 48, 1857).

(3) Voy. Duchartre, *op. cit.*, p. 373 et suiv. — Richard, *op. cit.*, p. 126.

Homodromie et Hétérodromie. — La spire génératrice se dirige tantôt de droite à gauche, tantôt de gauche à droite ; or, si la spire d'un rameau secondaire marche dans le même sens que celle de la tige, on dit qu'il y a *Homodromie* ; dans le cas contraire, il y a *Hétérodromie ;* par exemple lorsque la spire de la tige marchant de droite à gauche, celle du rameau se dirigera de gauche à droite.

Feuilles géminées. — J'ai évité de parler, jusqu'à ce moment, de ce dernier type, car, comme l'a justement fait remarquer de Candolle, les feuilles géminées ne sont qu'une dégénérescence de quelque autre disposition primordiale, dans les *Solanum*, par exemple, dont les feuilles géminées ont été étudiées par MM. Naudin, Clos, Wydler, etc. On constate que de ces feuilles géminées l'une a été déplacée de sa position normale et n'appartient pas au même axe que l'autre (*S. Guianense*) ; ailleurs, ce seront des feuilles verticillées ternées dont l'une aura disparu, d'autres fois on aura affaire à des portions de feuilles composées qu'un examen superficiel pourra faire regarder comme des feuilles entières, etc. En dernière analyse, les feuilles géminées ne doivent être considérées que comme des anomalies incapables de modifier sérieusement les faits principaux de la phyllotaxie tels que je viens de les résumer.

Relations entre l'arrangement phyllotaxique et la structure de la zone ligneuse dans les Dicotylédons. — Cette question a été surtout étudiée par Hanstein, qui lui a consacré un mémoire considérable, dont voici les principales conclusions :

1° Les faisceaux fibro-vasculaires primordiaux, renforcés des couches secondaires, du cambium et du liber, constituent des unités indépendantes qui représentent, dans le cercle fibro-vasculaire commun, des feuilles distinctes; on peut donc désigner ces faisceaux entiers sous le nom de *traces de feuilles.*

2° L'arrangement relatif de ces traces de feuilles dans les corps ligneux de l'axe fournit un tracé anatomique de l'arrangement des feuilles, de sorte qu'à chaque variation de cet arrangement correspondra une disposition anatomique particulière.

3° Ces particularités anatomiques varient peu dans un même type

spécifique (1) et l'on trouve presque constamment le même nombre de traces de feuilles réunies sur une même coupe transversale de la tige, nombre égal à celui des autres nœuds à travers lesquels s'étend chacune d'elles (2).

Relations entre l'angle de divergence et le mode de cloisonnement des cellules apicales de l'axe. — Surtout étudiées par les anatomistes de l'École allemande, ces relations peuvent se résumer ainsi : Le mode de cloisonnement de la cellule apicale d'un axe en voie de développement varie avec la nature de l'angle de divergence. Si le cycle foliaire est égal à $\frac{1}{2}$, la surface terminale de l'axe est lenticulaire et la cellule qui la constitue est partagée par deux cloisons; si le cycle est $\frac{1}{3}$, la cellule supérieure offre quatre surfaces triangulaires dont l'une est horizontale et termine l'axe; elle persiste toujours dans la même forme, malgré les partitions qui s'y produisent successivement. Dans le cas des fractions $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$, la production des segments successifs de la cellule est asymétrique (3).

Hofmeister a également étudié les rapports que la disposition des feuilles sur la tige peut présenter avec les lois de la segmentation cellulaire, étudiées dans la formation du sommet de l'axe. Il a consacré à cette question un long mémoire, faisant connaître des faits curieux et renfermant des aperçus fort originaux; malheureusement il règne dans toute l'étendue de ce travail une confusion telle que je crois devoir me borner à en extraire les indications suivantes :

Dans les axes pourvus de feuilles insérées suivant trois lignes obliques sur la tige (*Nephrodium Filix-mas*, *Polytrichum*, *Hypnum*, etc.), le ménisque sous-jacent à la cellule apicale de l'axe s'accroît inégalement sur sa périphérie. Cette cellule est circonscrite inférieurement

(1) Voici bientôt vingt ans que les histologistes français ont reconnu que les diagnoses anatomiques sont d'autant plus exactes qu'elles s'adressent à des groupes d'ordre plus limité et que celles qui portent sur les types spécifiques ont un caractère remarquable de fixité.

(2) Hanstin, *Ueber den Zuzammenhang der Blattstellung mit dem Bau des Dicotylen Holzringes* (*Jahrbücher für wissens. Bot.* t. I, p. 233, 1857).

(3) N. J. C. Muller, *Untersuchungen uber das Wachstum der einzelliger vegetations punkte und die Bedeutung der Schimper-Braun'schen Divergenzwinkel* (*Verhandlungen der naturhistorisch-medicin. Vereins zu Heidelberg*, t. V, p. 75).

par trois côtés ; le plus long est adjacent à la cellule supérieure du ménisque, la dernière formée ; le plus court forme le plancher de la cellule apicale, et l'on observe entre eux un rapport sujet à des variations qui tiennent à ce que, par suite du développement du ménisque qui s'opère successivement au-dessous de chacun des trois côtés de la cellule terminale, chacun de ces côtés se trouve tour à tour la base ou le côté du triangle isocèle qui en forme le plancher. Ce triangle n'est d'ailleurs pas absolument isocèle, ses deux côtés n'étant jamais comparables qu'entre certaines limites (1).

(1) Hofmeister, *Ueber die Frage : Folgt des Entwickelungsgang beblælterter Stengel demlangen, oder dem Kurzen Wege der Blattstelung?* (*Botanische Zeitung*, p. 33, etc., 1867).

TROISIÈME PARTIE.

ANATOMIE.

CHAPITRE I.

ANATOMIE DU PÉTIOLE.

Ainsi que j'ai eu occasion de le dire en résumant ses principaux caractères morphologiques, le pétiole est essentiellement constitué par un ou plusieurs faisceaux (généralement trois, rarement plus de sept) provenant de la tige, rapprochés et parallèles entre eux de façon à former une masse dont la section est semi-circulaire, rarement arrondie. Une telle coupe, examinée sous un grossissement convenable, montre de l'extérieur à l'intérieur les tissus suivants : 1° un *épiderme*, généralement formé d'une seule assise de cellules tabulaires et déprimées; cet épiderme est le plus souvent stomatifère; 2° une *masse parenchymateuse,* dont le développement est presque toujours peu considérable; 3° les *faisceaux* fibro-vasculaires, dans lesquels on retrouve, le plus souvent, les éléments qui existent dans les parties analogues de la tige, c'est-à-dire une portion corticale, libérienne et cellulaire, formant une gaîne à la partie ligneuse composée de fibres et de vaisseaux, présentant même des rayons médullaires et, dans sa portion supérieure, des trachées, témoins de l'étui médullaire; celles-ci, qui étaient situées au centre de la tige, sont venues naturellement se

placer à la partie supérieure du pétiole, en raison même du rabattement subi par les portions qui se sont détachées de la tige.

Le pétiole n'offre d'ailleurs pas constamment une structure aussi simple, et présente même parfois une complexité très-réelle, ainsi qu'on pourra s'en convaincre par l'exemple suivant, emprunté à l'organisatiou du *Pontederia crassipes*. — Le pétiole présente, en effet, dans cette plante, les tissus suivants : *a*, un épiderme percé de stomates et contenant néanmoins quelques granules verts; *b*, un parenchyme sous-épidermoïdal, formé de 3-4 assises de cellules lâchement unies; *c*, un parenchyme interne lacuneux; *d*, des diaphragmes perforés qui se superposent dans les lacunes; *e*, des faisceaux fibro-vasculaires, dont les plus extérieurs sont adossés au parenchyme sous-épidermoïdal, et dont les autres sont épars dans le parenchyme lacuneux. Dans quelques-unes des cellules formant les parois de ces lacunes, se trouvent des cristaux, les uns bipyramidaux, les autres en forme de raphide ou de navette (1).

(1) Ad. Chatin, *Sur l'existence de cellules cristallifères traversées ou perforées par de gros et longs cristaux* (*Bulletin de la Société Botanique de France*, t. III, p. 114, séance du 22 février 1856).

CHAPITRE II.

ANATOMIE DU LIMBE.

La structure du limbe des feuilles normales révèle constamment l'existence d'un plan général d'organisation dont la nature s'écarte assez peu. La lame d'une de ces feuilles peut être effectivement regardée comme formée par un tissu propre ou *mésophylle* (D C.) compris entre deux lames d'*épiderme*, l'une supérieure, l'autre inférieure. Le mésophylle est essentiellement formé par des *nervures*, ramifiées de façon à constituer un réseau, dans les mailles duquel se trouve un parenchyme remarquable par la nature de ses éléments et de leur contenu.

Les nervures étant fournies par les faisceaux du pétiole, je m'en occuperai tout d'abord, pour aborder ensuite l'étude du parenchyme et terminer par l'examen anatomique de l'épiderme et de ses annexes (stomates, etc.).

Nervures.

Les nervures n'étant que la continuation des faisceaux du pétiole, leurs portions originelles se composent de fibres et de vaisseaux divers, tandis que, dans leurs dernières ramifications, on ne trouve plus que des trachées qui bientôt même cèdent la place à des cellules allongées.

On admet généralement que les faisceaux vasculaires de la feuille ne sont que de simples ramifications de ceux de la tige, mais certains auteurs allemands (Hanstein, etc.,) pensent que la zone ligneuse de la tige est composée de faisceaux primordiaux qui, de bas en haut,

augmentent de volume et, au point où ils ont le plus de grosseur, se portent complétement dans les feuilles (1).

Au sujet de la constitution anatomique des nervures, il convient d'y noter la présence de fibres libériennes : on sait que l'existence de ces éléments dans le bois a d'abord été signalée par M. Decaisne (2), dans les *Viscum* et les *Cissampelos;* depuis lors on a vu, dans plusieurs cas, les fibres libériennes se mêler au système ligneux et l'on a constaté aussi que les feuilles elles-mêmes pouvaient avoir des fibres libériennes dans le système fibro-vasculaire ou ligneux des faisceaux du pétiole ou des nervures et, comme on pouvait s'y attendre, les divers modes de distribution des fibres corticales reconnus dans la tige, se retrouvent dans la feuille; c'est ainsi que dans le Gui, par exemple, chacun des faisceaux vasculaires offre un paquet de fibres libériennes à sa face supérieure comme à sa face inférieure (3).

Si, dans certaines plantes, les nervures n'occupent qu'une étendue assez limitée, il peut arriver, au contraire, qu'elles forment presque seules la feuille : tel est le cas d'un végétal très-singulier de Madagascar, l'*Ouvirandra fenestralis*, dont les feuilles ont le limbe percé de trous comme un tamis à larges mailles, par suite du non-développement du parenchyme compris entre les anastomoses des nervures. Celles-ci comptent un nombre de faisceaux variable avec leur importance; c'est ainsi que pendant qu'il n'existe qu'un faisceau dans les petites nervures anastomosées, on en compte trois dans les nervures primaires. Chacun des faisceaux des nervures rappelle d'ailleurs les faisceaux du pétiole par son tissu fibreux périphérique, par un vaisseau au côté inférieur et par sa lacune fibreuse au côté supérieur. Quant à la portion parenchymateuse des faisceaux, elle ne manque pas et ne forme pas autour de ceux-ci, comme on aurait pu le sup-

(1) Hanstein, *Ueber den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dicotylen Holzringes* (*Monatsbericht de Kœnigl. Preuss. Akad. de Wiss. zu Berlin*, 1857, p. 105).

(2) Decaisne, *Sur la structure ligneuse du Gui*, etc. (*Comptes rendus*, t. VIII, 1839, p. 204).

(3) Ad. Chatin, *De l'existence des fibres corticales ou libériennes dans le système ligneux des végétaux* (*Comptes Rendus*, t. LX, p. 611), et *Faits généraux de l'anatomie des Loranthacées*, etc. (*Id.*, t. LII, p. 289).

poser, une enveloppe irrégulière ou lacérée, mais une couche à petites lacunes sans diaphragmes, régulière et nettement circonscrite au dehors par deux rangées d'utricules en tout comparables à celles qui constituent la paroi externe du pétiole (1).

CHAPITRE III.

DU PARENCHYME.

Dans la plupart des feuilles des Dicotylédons, le parenchyme présente des éléments constitutifs fort dissemblables selon qu'on l'examine vers la face supérieure ou vers la face inférieure. Sous l'épiderme supérieur se trouvent un certain nombre d'assises utriculaires formées de cellules oblongues, perpendiculaires à la direction de l'épiderme et fort exactement serrées les unes contre les autres, ce qui leur a valu le nom de *cellules en palissade ;* dans le voisinage de l'épiderme inférieur le parenchyme est, au contraire, *rameux* ou *lacuneux*, étant formé de cellules irrégulières, laissant entre elles de nombreuses lacunes, et contenant généralement moins de chlorophylle que les utricules du parenchyme en palissade.

Dans les Monocotylédons on ne remarque plus une semblable dissemblance dans les portions inférieure et supérieure du parenchyme; celui-ci est effectivement, soit *uniforme* ou *homogène*, et constitué, dans les divers points du mésophylle, par des cellules arrondies et lâchement unies, soit *symétrique*, savoir : composé de cellules plus serrées entre elles sous l'un et l'autre épidermes, plus lâchemement unies dans la portion moyenne qui représente seule le parenchyme lacuneux (A. Chatin).

(1) Ad. Chatin, *Sur l'anatomie de l'Ouvirandra fenestralis* (*Bull. de la Soc. Bot. de France*, t. III, p. 214, séance du 11 avril 1856).

Le parenchyme des plantes grasses ne diffère du précédent que par les dimensions supérieures de ses cellules et par la cohésion qu'on observe dans sa masse (1).

Certains végétaux présentent, dans la constitution de leur parenchyme foliaire, de curieuses modifications que je ne puis malheureusement citer en totalité ; je me borne donc à quelques-uns des exemples les plus remarquables.

Feuilles des Orchidées. — M. Trécul a montré que dans les feuilles de certaines plantes de cette famille (*Pleurothallis racemiflora*, *spatulata*, *P. panicoïdes*, *Physosiphon Loddigesii*, *Lepanthes cochlearifolia*, etc.), le parenchyme ne se trouve pas immédiatement recouvert par l'épiderme dont il est séparé par une couche de cellules spéciales et dépourvues de matière colorante ; à la face inférieure, il n'existe ordinairement qu'une rangée de ces grandes cellules qui, cependant, dans le *Physosiphon Loddigesii*, sont entremêlées de cellules contenant des grains de matière verte, tandis qu'à la face supérieure des feuilles il y a, au contact de l'épiderme, quelques rangées de cellules incolores de moyenne grandeur ; et, entre celles-ci et le parenchyme vert, on observe de très-grandes cellules allongées perpendiculairement à la face de la feuille. Ces dernières cellules et plus souvent celles qui sont voisines de l'épiderme inférieur, présentent des spiricules dont M. Trécul a minutieusement décrit la formation et les principaux caractères.

Dans les *Pleurothallis prolifera* et *cochleata*, dans certains *Stilis*, etc., ces cellules spiralées sont dispersées au milieu du parenchyme vert ; le tissu incolore subépidermique n'y existe pas. Dans le *Pl. panicoïdes*, chez lequel on rencontre ce tissu, il n'y a ordinairement pas de spirales dans les cellules incolores de la face inférieure ; mais dans le *Pleurothallis racemiflora*, le *Lepanthes cochlearifolia*, le *Physosiphon Loddigesii*, les spiricules sont principalement à la face inférieure de la feuille, tandis que dans les feuilles adultes du *Pleurothallis spatulata*, il y a, en outre, au-dessus du parenchyme vert, deux rangs de

(1) Duchartre, *Éléments de Botanique*, p. 333.

larges cellules spiralées que sépare une couche mince d'utricules ordinaires beaucoup plus petits (1).

Les observations de M. Trécul ont été complétées et étendues par celles de mon père qui ont fait connaître dans le parenchyme foliaire des Orchidées plusieurs dispositions anatomiques intéressantes, parmi lesquelles je signalerai les suivantes : 1° Si la matière verte fait généralement défaut dans les cellules spiralées, elle peut cependant y exister (*Brassavola venosa*, *Lælia anceps*, etc.). 2° Contrairement à ce qui a lieu dans la généralité des végétaux qui ont vers la face supérieure des feuilles leur parenchyme vert et dense, c'est près de la face inférieure elle-même, dont il n'est séparé que par une assise d'utricules spiralées incolores qu'est placé ce parenchyme. 3° Les faisceaux fibro-vasculaires offrent divers degrés de composition. Eu égard à cette dernière et au siége qu'ils occupent, les faisceaux peuvent être divisés en faisceaux du plan médian et en faisceaux voisins des faces de la feuille. Les faisceaux du plan médian, qui souvent existent seuls, sont de beaucoup les plus volumineux et offrent fréquemment les mêmes éléments que les faisceaux des tiges; quant aux faisceaux des plans inférieur et supérieur, ils sont beaucoup plus petits et consistent uniquement en un faisceau de fibres épaisses et habituellement ponctuées (2).

Dans un certain nombre de types appartenant à cette même famille, on rencontre de petits organes entrevus par Meyen et Schleiden, mais dont M. Trécul a le premier fait connaître la véritable nature. Ils consistent en des fossettes quelquefois très-profondes et existant tantôt sur une face, tantôt sur les deux faces de la feuille. Il en sort communément une matière d'apparence granuleuse; Meyen les prit pour des stomates, Schleiden soupçonna peut-être leur nature glanduleuse, mais les décrivit comme des poils modifiés (3), tandis que ce sont de

(1) Trécul, *Formations spirales dans des cellules que renferment les feuilles de certaines Orchidées* (*Bull. de la Soc. Bot. de France*, t. II, p. 153, séance du 9 mars 1855).

(2) Ad. Chatin, *Anatomie des plantes aériennes de l'ordre des Orchidées*, 2e mémoire (*Mémoires de la Soc. des sc. nat. de Cherbourg*, t. V, 1857, p. 63 et suiv.).

(3) Schleiden, *Ueber die Grubehen in der Epidermis einiger Blatter*, Leipzig, 1844.

véritables *glandes cryptoïdes* (Trécul), situées à une profondeur variable et offrant une membrane obturatrice plus ou moins convexe (1).

Feuilles de l'Atriplex. — Dans les feuilles de l'*Atriplex nummularia,* il y aurait, d'après Licopoli : 1° un tissu cellulaire sous-épidermique, différent du parenchyme vert habituel et ressemblant assez au tissu décrit par M. Trécul chez les *Begonia* (2) et par M. Duchartre dans le *Peperomia blanda* (3), mais qui se trouve ici constamment développé sur les deux faces de la feuille; 2° un parenchyme vert composé de deux systèmes, l'un central qui entoure immédiatement les faisceaux fibro-vasculaires, l'autre périphérique (4).

Feuilles de l'Aldrovanda. — Dans cette plante, le limbe de la feuille est représenté par une vésicule qui alternativement se remplit et se vide d'air suivant les saisons, ce qui explique l'ascension de la plante en été, sa rentrée sous l'eau en automne.

Dans la cavité de la vésicule existent des corps de quatre sortes, savoir : *a*, des papilles d'une seule utricule; *b*, des corps en forme de ciseaux signalés pour la première fois par M. le professeur Parlatore; *c*, des poils grêles cloisonnés; *d*, de nombreux corps d'un jaune rougeâtre, composés de 4-8 cellules rapprochées en couronne (5).

Feuilles des plantes submergées. — J'ai déjà signalé les curieuses modifications présentées par le mésophylle de l'*Ouvirandra fenestratis;* je dois ajouter que dans beaucoup d'autres plantes submergées le parenchyme, recouvert par une simple cuticule (Brongniart), n'est composé que d'un petit nombre d'assises cellulaires dont les éléments présentent des parois plus ou moins épaisses et tantôt sont exactement unis les uns aux autres, tantôt au contraire laissent entre eux des lacunes qui donnent à la feuille beaucoup de légèreté.

Dans les Zostères, on trouve ces deux types de parenchyme : les

(1) Trécul (*Bull. de la Soc. Bot. de France*, t. II, p. 449, séance du 8 juin 1855).

(2) Trécul (*Bull. de la Soc. Bot. de France*, t. II, 1855, p. 448).

(3) Duchartre, *loc. cit.*, p. 334.

(4) Licopoli, *Sulla structura anatomica della foglia nell'Atriplex nummularia hort.* (*Annali dell'Academia degli aspiranti naturalisti*, 2e *Era*, t. II, Napoli, 1869).

(5) Ad. Chatin, *Faits d'anatomie pour servir à l'histoire de l'Aldrovanda* (*Comptes Rendus*, t. XLVIII, p. 255).

Posidonia ont un parenchyme lâche, mais continu, tandis que les *Zostera* et les *Cymodocea* présentent des lacunes assez développées pour mériter le nom de canaux aérifères (Duchartre).

Après avoir ainsi indiqué les principaux caractères morphologiques des éléments fondamentaux du parenchyme, je devrais examiner quelles substances sont contenues dans leur intérieur ; mais leur étude complète m'entraînerait bien au delà de l'histoire de la feuille, aussi me bornerai je à résumer les notions fondamentales relatives aux plus importantes de ces substances, les matières colorantes.

CHAPITRE IV.

MATIÈRES COLORANTES.

Généralement colorées en vert, les feuilles peuvent offrir encore diverses teintes qui tantôt n'existent que sur une partie de leur étendue, tantôt au contraire sont également réparties dans leur totalité, ou bien ne se remarquent que dans certaines périodes de la vie de la feuille. Ces différents points ont été l'objet d'un grand nombre de travaux fort importants dont je crois devoir résumer les principales conclusions avant d'exposer le résultat des recherches que j'ai consacrées à l'étude de la localisation des matières colorantes.

Chacun sait que la découverte de la matière verte des feuilles ou *chlorophylle* est due à deux professeurs de l'École de Pharmacie, Pelletier et Caventou, qui l'isolèrent en 1818; depuis lors la constitution chimique de cette substance a été étudiée à diverses reprises, et je me borne à signaler les recherches de Clamor-Marquart, de Mulder et de Morot, pour arriver aux travaux plus modernes et très-intéressants de MM. Morren, Frémy, Filhol, Chautard, etc.

Après avoir établi en principe que le mode de coloration des feuilles diffère essentiellement de celui des fleurs en ce que la chlorophylle n'existe généralement que dans le parenchyme, Morren examine ensuite diverses questions relatives à la répartition de cette substance. Il indique qu'elle est plus abondante dans le parenchyme supérieur que dans le parenchyme inférieur. Les stomates ternissent l'éclat de l'organe partout où ils se trouvent, non à cause de leurs cellules propres qui sont généralement colorées, mais en raison des vastes cavités qui sont au-dessous des ostioles. Les plantes aquatiques sem-

blent former exception puisque leur face supérieure paraît entièrement lisse, bien qu'elle porte des stomates, mais Morren fait remarquer que ces feuilles sécrètent une huile ou une matière gélatineuse qui les préservent de l'action macérante de l'eau et leur donnent en même temps un lustre particulier. Les nervures des feuilles sont toujours plus claires que le fond, ce qui tient à ce qu'elles ne renferment pas de matière verte. Ceci expliquerait encore comment la couleur du pétiole se rapproche de celle des nervures (Morren).

Dans la plupart des feuilles charnues, la chlorophylle ne remplit pas tous les tissus, mais forme seulement une couche périphérique peu épaisse, le centre étant incolore; dans l'*Aloe retusa* on voit ainsi les cellules vertes former des séries linéaires qui convergent vers le sommet; ces séries sont séparées par des bandes larges et translucides. Dans d'autres espèces du même genre (*A. parva*, etc.), on retrouve le même plan général; mais à la face supérieure, la chlorophylle n'est plus limitée à des stries longitudinales, car celles-ci étant reliées par des bandes transversales, il en résulte une sorte de réseau (Morren).

Les feuilles présentent, tout en restant vertes, une infinité de nuances dues non à cet état particulier de la chlorophylle qui reste identique, mais à sa quantité ou à sa répartition (1).

Pour M. Morren, la couleur jaune est produite par la *xanthophylle*, la couleur rouge par l'*érythrophylle*, qui constituent avec la chlorophylle trois pigments d'où résultent les diverses colorations des feuilles; malheureusement cet observateur ne nous fournit aucun caractère chimique capable de déterminer exactement ces principes et se borne à décrire les principales circonstances dans lesquelles ils apparaissent (2).

Les phénomènes de coloration automnale seraient le résultat d'une action énergique des agents physiques, notamment de l'oxygène et de la lumière sur des organes dont la vie s'affaiblit et qui perdent ainsi le pouvoir de réagir (3). La feuille, appareil de réduction, conserve-

(1) Ed. Moren, *Dissertation sur les feuilles vertes et colorées*, Gand, 1858, p. 100, etc.)
(2) Ed. Morren, *Notice sur les changements de couleur des feuilles*, Gand, 1858, p. 7.
(3) Ed. Morren, *ibid.*, p. 10.

rait ainsi sa couleur verte tant que ses fonctions s'exécutent, mais lorsque sa vie s'affaiblit ou s'altère, l'oxygène n'étant plus expulsé réagit sur la feuille, la chlorophylle ne se forme plus, disparaît, et le centre des cellules se colorant en jaune, il en résulte de la xanthophylle et parfois, si les sucs sont acides, de l'érythrophylle, car alors ces sucs réagissent sur le liquide cellulaire et le colorent en rouge.

Dans les colorations automnales et printanières, le rouge indique que l'acide carbonique n'est pas décomposé et que l'organe est soumis à une action oxydante (1).

Telles sont les principales conclusions auxquelles M. E. Morren s'est trouvé conduit par ses recherches qui touchent, on le voit, à l'étude de la répartition des principes colorants et à celle de leur constitution. Ce dernier point de vue a plus spécialement occupé M. Frémy, dont les recherches datent presque de la même époque. D'après lui, la matière verte résulte de l'union de la *Phylloxanthine* (matière jaune des feuilles) avec la *Phyllocyanine* (matière bleue des feuilles); la première existerait seule dans les jeunes feuilles et survivrait à la Phyllocyanine dans les feuilles automnales (2).

M. E. Filhol a consacré à l'étude des matières colorantes une série de mémoires (3), dont voici les principales conclusions :

1° La plupart des modes de préparation de la chlorophylle comportant l'emploi des acides, amènent une véritable décomposition de cette substance ; aussi convient-il de la préparer au moyen de l'alcool à 60° bouillant, qui la dissout fort bien et la laisse reposer par le refroidissement. L'eau mère retient en dissolution les matières qui l'accompagnent, de telle sorte qu'après trois ou quatre dissolutions successives, la chlorophylle n'est plus mêlée qu'à une substance grasse dont on ne peut l'isoler qu'au moyen de l'acide chlorhydrique concentré.

2° La lumière solaire agit vivement sur la chlorophylle, même à

(1) Ed. Morren, *Notice sur les changements de couleur des feuilles*, Gand, 1858, p. 11-12.

(2) Frémy (*Comptes rendus*, 1860, p. 405 et 411).

(3) E. Filhol, *Recherches sur la matière colorante verte des plantes* (*Ann. de ch. et phys.* XIV, 1868, p. 332, etc.).

l'abri de l'air, et lui fait perdre sa couleur verte, lui donnant une nuance brune analogue à celle des feuilles mortes.

3° Les acides organiques dédoublent la chlorophylle en deux matières dont l'une se sépare à l'état solide sous forme de flocons noirs et dont l'autre reste en dissolution et présente une belle teinte jaune.

La matière jaune se dédouble elle-même au contact de l'acide chlorhydrique concentré en une substance solide jaune qu'on peut isoler par filtration, et une substance bleue qui reste dissoute ; cette dernière devient jaune quand on sature l'acide sous l'influence duquel on l'a produite. La substance solide jaune qui se sépare au moment où l'acide chlorhydrique détermine l'apparition de la couleur bleue, contracte elle-même la propriété de bleuir sous l'influence des acides, si on la fait bouillir pendant quelques minutes avec une petite quantité de potasse, de soude ou de baryte.

4° Les parties vertes (feuilles) renferment toujours, en même temps que la chlorophylle, les deux substances jaunes dont il vient d'être question. Il est même certaines feuilles jaunâtres (jeunes pousses de fusain du Japon, etc.) qui les contiennent sans aucune trace de matière verte.

5° En ajoutant de l'acide oxalique à une dissolution de chlorophylle, on obtient une matière solide brune dont les solutions offrent à un haut degré le dichroïsme qu'on observe dans les solutions de chlorophylle, tandis que les solutions de matière jaune ne le présentent pas.

6° La substance brune devient verte en présence de l'air et des alcalis, tandis que la substance jaune devient bleue en présence des acides ; toutes les deux contribuent certainement à la production de la chlorophylle. L'un et l'autre sont des produits de dédoublement de cette matière, qui n'a sans doute encore été isolée par personne ; ces réactions montrent en outre que le « vert de chlorophylle, » préparé par Hartmann n'est pas celui de la chlorophylle, mais celui qui résulte de l'action des carbonates alcalins et de l'air sur cette matière.

7° Quant aux feuilles colorées, M. Filhol, se fondant sur les seuls

caractères chimiques, estime que les feuilles colorées en rouge ou en violet au printemps sont toujours vertes en dessous, tandis que les feuilles jaunes automnales sont bien absolument jaunes. J'aurai bientôt l'occasion de montrer que cette conclusion concorde parfaitement avec les faits révélés par les recherches anatomiques.

Suivant Micheli, la chlorophylle se forme aux dépens d'une matière jaune, se transformant plus tard en matière verte ; les acides la transforment généralement en jaune, mais les acides chlorhydrique et sulfurique la font retourner au bleu ou au vert en continuant leur action. La lumière ne décolore pas la teinte verte ou bleue obtenue par l'intermédiaire de l'un de ces deux acides ; cette teinte est donc autre que celle de la chlorophylle (1).

Pour C. Müller, la chlorophylle est constituée par divers pigments ne se séparant qu'en présence de l'eau (2). Dans le même ordre d'idées, Weiss rattache la matière colorante au « pigment », et veut que sa formation ne soit due qu'à une modification de celui-ci, bien qu'il semble admettre que dans certains cas cette matière dérive d'une substance azotée contenue dans les organes élémentaires. Son mémoire, d'ailleurs fort diffus, semble avoir été inspiré par les travaux de Sachs, mais l'auteur eût pu aisément et avantageusement l'abréger s'il se fût reporté aux notions acquises par la science moderne touchant la genèse et la morphologie de la cellule végétale, de sa membrane propre, de son contenu, etc. (3).

Dans ces dernières années, un assez grand nombre de travaux nous ont fait connaître les résultats de l'analyse spectrale de la chlorophylle, l'action de la lumière sur les matières colorantes des végétaux, etc. Je me borne à indiquer les plus récents (4), sans entrer dans le détail de faits

(1) Marc Micheli, *Quelques observations sur la matière colorante de la chlorophylle* (*Archives des sciences de la Biblioth. univers. de Genève*, 1867).

(2) N. J. C. Müller, *Notiz über dü Farbstoffe in Chlorophyll* (*Pringsheim's Jahrbücher*, 1867, t. VII, p. 200).

(3) Weiss, *Sur le développement de la matière colorante dans l'intérieur des cellules végétales* (*L'Institut*, 1864, n° 1853).

(4) Jabez Hogg, *Results of Spectrum analysis* (*The Monthly microsc. Journ*, IX, p. 121, 1869).

Bird Herapath, *Memorandum of spectroscopic researches on the chlorophyll* (*Ibid.*, p. 131).

très-intéressants, mais n'offrant qu'un rapport éloigné avec l'histoire de la Feuille à laquelle je reviens maintenant en considérant la chlorophylle au point de vue de sa genèse et de sa localisation dans les cellules végétales.

La constitution physique et l'origine de la chlorophylle ont été l'objet d'un certain nombre de travaux dus à H. V. Mohl, Gris, Trécul, Sachs, ètc. Avec le premier de ces observateurs, on peut distinguer généralement deux sortes de granules chlorophyllins, les uns assez petits, ne renfermant pas d'amidon et se creusant de vacuoles au contact de l'eau ; les autres, plus volumineux, renfermant un ou plusieurs grains d'amidon et ne montrant aucune vésicule sous l'influence de l'eau (1). Pour certains botanistes, les grains de chlorophylle seraient

Sorby, *On the colouring matters, etc.* (*Ibid.*, 1870, p. 229).

Ray Lankester, *The origin of the colouring matter in Mr. Scheppard's dichroic fluid* (*Ibid.*, juillet 1870, p. 14).

Hagenbuch, *Untersuchungen über die optischen Verhältnisse der grunen Substanz der Blatter* (*Ann. der Phys. u. Chem.*, t. CXLI, p. 246).

J. J. Muller, *Das Grun der Blatter* (*Ann. der Phys. u. Chem.* t. CXLII, p. 615).

Schönn, *Ueber die Absorptionsstreifen der Chlorophylls* (*Ibid.*, t. CXLV, p. 106).

Prillieux, *Influence de la lumière bleue sur la production de l'amidon dans la chlorophylle* (*Comptes rendus*, 1870, t. LXX, p. 578).

Gerland et Rauwenhoff, *Beitrage zur Kenntniss der Chlorophylls* (*Ann. der Phys. u. Chem.*, 1871, t. CXLIII, p. 231).

Kraus, *Ueber die Bestandthelle der Chtorophyllfarbstoffs and ihre Vermandten* (*Sitzung. der phys.-medic. Soc. zu Erlangen*, 1871).

Lommel, *Ueber das Verhalten des Chlorophylls zum Lieht* (*Ann. der Phys. u. Chem.*, 1871, t. CXLIII, p. 518).

Gerland, *Ueber die Einwirkung des Lichtes auf den Chlorophyll* (*Ibid.* p. 585).

Paul Bert, *Influence des diverses couleurs sur la végétation* (*Comptes rendus*, t. LXXIII, p, 1444).

Chautard, *Recherches sur le spectre de la chlorophylle* (*Comptes rendus*, t. LXXVII, p. 596, 1873).

On conçoit que dans un travail du genre de celui-ci, je ne puisse entrer dans le détail de toutes les questions relatives à la Chlorophylle; je citerai, pour mémoire, les recherches entreprises par divers observateurs sur les causes de l'étiolement et de la chlorose. Eusèbe, puis Arthur Gris ont montré la relation qui existait entre celle-ci et l'absence des sels de fer « qui agissent en rendant à la chlorophylle la faculté de se développer » (A. Gris). Je rappellerai seulement que le verdissement des feuilles, au moyen du fer appliqué à la surface de la feuille, tient simplement à la réaction qui s'opère en présence du tannin vert ou quercitrin. (Ad. Chatin, E. Filhol).

(1) H. von Mohl, *in Bot. Zeit*, 1855.

de véritables vésicules; pour les autres, au contraire, ce serait une simple gelée; peut-être la matière chlorophyllienne affecte-t-elle simplement une série d'états différents expliquant ainsi la diversité des opinions émises par les botanistes contemporains.

Pour Quekett (1) et pour A. Gris (2), la chlorophylle dérivait du nucléus de la cellule, Mohl en rapportait l'origine au protoplasma, et c'est aussi à cette conclusion que M. Trécul s'est trouvé conduit par ses études sur les formations vésiculaires (3).

D'après Sachs, qui s'est occupé plus récemment de la question, dans les cellules parenchymateuses des feuilles nées dans l'obscurité, il se formerait, grâce à la partition d'un protoplasma jaune, des corpuscules que leur forme, leur situation et leurs réactions chimiques font reconnaître pour de la chlorophylle dont l'élément colorant vert n'a pu se développer dans l'obscurité. Si ces mêmes feuilles sont exposées à la lumière et à une température suffisante, ces corpuscules se transforment en grains chlorophylliens ordinaires; enfin, si la lumière est assez intense, il se produit dans les masses protoplasmiques ainsi verdies des formations amylacées. — Non-seulement la lumière fait naître ainsi l'amidon dans les masses chlorophylliennes, mais elle est indispensable pour l'y maintenir, car il disparaît lorsque les feuilles sont soustraites à la lumière, particularité indiquée d'ailleurs par Arthur Gris (4).

Sachs a étudié également les migrations de la chlorophylle qui, selon cet auteur, peuvent se résumer ainsi : Avant de se séparer de l'axe qui les porte, vers l'automne, les feuilles de nos arbres se vide–

(1) Quekett, in *The Annals.*, etc. 1846.

(2) A. Gris, *Thèse à la Faculté des sciences* (*Ann. des sc. nat.*, *Botanique*, 1857).

(3) Trécul, *Sur les formations vésiculaires dans les cellules végétales* (*Ann. sc. nat.*, X, 1858, p. 135 et suiv.)

(4) Sachs, *Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und verscheidener Pflanzenorgane* (*Bot. Zeit.*, 3ᵉ tr. add., p. 1, etc.).

Sachs, *Ueber das physiologische Verhalten der Chlorophyllkœrner* (*Verhandlungen des Naturhistorischen Vereines der Preuss. Rhein. und Westph.* Bonn, 1863, p. 186).

Sachs, *Ueber die Auflœsung und Wiederbildung des Amylums in den Chlorophyllkœrnern bei Wechselnder Belouchtung* (*Bot. Zeit.*, 1865, n° 38, p. 289).

raient de la chlorophylle et de l'amidon qu'elles renferment; les cellules du pétiole sont alors remplies de matières albuminoïdes qui, selon Sachs, proviendraient des feuilles et traverseraient ces éléments pour aller se mettre en réserve dans la tige. A ce moment, les cellules du parenchyme foliaire ne contiennent plus que des corpuscules jaunâtres, représentant la quarantième partie du volume de la chlorophylle primitive, dont ils seraient les derniers restes. Cette matière jaune se dissout dans l'alcool; l'acide sulfurique ne l'attaque que lentement et la potasse caustique la convertit en une masse brune onctueuse; dans les mêmes cellules se trouvent encore d'ailleurs ces grosses gouttelettes huileuses qu'on y rencontrait avant la disparition de la chlorophylle.

Il ne faudrait pas croire, ajoute encore Sachs, que la coloration verte conservée par quelques feuilles en automne prouve que les changements n'y ont pas commencé encore, car on y trouve dans certains cas la forme de la chlorophylle perdue, sans que la coloration verte ait disparu. Ces changements se produiraient de différentes manières : dans certains cas, la forme des grains est d'abord détruite, l'amidon disparaît et la coloration se maintient quelque temps sur la chlorophylle amorphe (*Vitis*); ailleurs l'amidon disparaît d'abord, puis la forme et la coloration des grains persistent encore quelque temps (*Sambucus*, *Populus*, etc.) (1).

Il est toutefois constant que de la chlorophylle persiste en grande proportion dans les feuilles brunes d'automne (Noyer, Marronnier, Chêne, etc.). On peut alors l'enlever, soit par l'alcool, soit par l'éther aqueux. En ce dernier cas, la solution forme deux couches : l'une inférieure, aqueuse, colorée en brun; l'autre supérieure, éthérée et d'un beau vert (Ad. Chatin).

Telles sont les principales notions acquises actuellement à la science sur la constitution, la genèse et les migrations de la chlorophylle et des matières colorantes, autres que cette dernière; si l'on excepte quelques passages des mémoires cités de Morren, on constate que

(1) Sachs, *Beitraege zür Physiologie der Chlorophylls* (*Flora*, mai, 1863, p. 193, etc.).

celles-ci n'ont presque jamais été étudiées au point de vue de leur localisation dans les feuilles examinées à diverses époques de leur existence ou sur des végétaux à coloration spéciale; aussi ai-je cru devoir consacrer à cette partie de mon sujet une série d'observations dont je vais exposer les résultats essentiels.

CHAPITRE V.

RECHERCHES SUR LA LOCALISATION DES MATIÈRES COLORANTES DES FEUILLES.

Dans les études dont ce chapitre résume les conclusions principales, je me suis proposé de déterminer à quelles dispositions anatomiques les feuilles offrant des teintes autres que le vert devaient leur coloration spéciale. Les feuilles présentant des parties blanchâtres, feuilles dont la culture ornementale tire un si grand profit, m'occuperont tout d'abord; à leur suite se placeront les feuilles qui présentent une coloration normale rouge, rose, etc.; enfin j'aurai à m'occuper des feuilles qui n'offrent une teinte spéciale que dans les premiers temps de leur existence ou, au contraire, vers la terminaison de celle-ci (colorations vernales et automnales).

Je crois utile de donner, à la suite de la description des feuilles normalement colorées, quelques détails relatifs à la localisation des principes colorants dans divers calyces et corolles également colorés, de façon à ce qu'on puisse comparer, sous ce rapport, ces différents organes.

A. — *Feuilles présentant des parties blanchâtres.*

(PLANCHE I.)

1. *Aucuba Japonica.* — Ses feuilles offrent des taches blanchâtres passant d'une face à l'autre de la lame : dans les parties vertes

on remarque que toutes les cellules renferment de nombreux grains de chlorophylle en même temps qu'un liquide verdâtre; dans les parties blanches, au contraire, ces mêmes cellules ne contiennent plus que des grains plus petits, à peine glauques et peu abondants.

2. *Ligustrum japonicum variegatum.* — La coupe de la feuille montre que le parenchyme correspondant aux bandes marginales blanchâtres ne renferme que des grains incolores, tandis que partout ailleurs ses cellules contiennent de la chlorophylle, sauf l'assise confinant à l'épiderme supérieur, laquelle offre toujours ses cellules vides.

3. *Œgopodium Podagraria var.* — Les feuilles présentent des zones blanches et vertes : leurs deux épidermes sont formés de grandes cellules tabulaires et vides; quant au mésophylle, ses cellules renferment de la chlorophylle dans les parties vertes, et des grains incolores ou légèrement glauques dans les parties blanchâtres.

4. *Codiæum* (*Croton*) *variegatum.* — Les feuilles de cette plante ornementale sont verdâtres avec des lignes blanchâtres assez régulièrement espacées et perpendiculaires à la nervure médiane; l'examen comparatif de la structure de ces parties montre que les cellules du mésophylle vert renferment de très-nombreux grains de chlorophylle, tandis que dans les parties blanchâtres elles ne contiennent que quelques grains incolores ou à peine glauques.

5. *Pulmonaria officinalis.* — L'aspect de ses feuilles est trop connu pour qu'il soit nécessaire de le rappeler : ici encore, les parties blanches diffèrent des parties vertes en ce que les cellules du mésophylle ne contiennent qu'un très-petit nombre de granules faiblement verdâtres.

6. *Peperomia* (*spec. var.*). — Feuilles cordiformes verdâtres, marquées de zones blanchâtres; dans celles-ci, grande diminution des grains de chlorophylle.

7. *Tradescantia zebrina.* — Feuilles lancéolées veinées de vert et de blanc. Dans cette plante, comme chez la précédente, l'examen anatomique du mésophylle étudié dans ses diverses zones montre que les cellules situées dans les zones blanchâtres ne renferment que peu de grains de chlorophylle.

Coprosma (*spec. var.*). — Dans les parties blanches de la feuille, les cellules du mésophylle ne contiennent que des grains incolores et des cristaux.

Mentha piperita (*var.*). — Ici encore, absence totale de matière verte dans les cellules du mésophylle correspondant aux parties blanchâtres.

Iris fœtidissima villata. — Longues feuilles veinées de blanc; dans ces dernières zones, les cellules du mésophylle ne contiennent qu'un petit nombre de grains incolores.

B. — *Feuilles normalement roses, rouges, violettes, ou présentant normalement des lignes ou des points marqués de ces couleurs.*

(PLANCHES II ET III.)

1re SECTION : *Feuilles présentant une teinte générale rougeâtre.*

1. *Perilla nankinensis.* — Les feuilles rouges montrent les éléments de leur mésophylle contenant une assez grande quantité de granules chlorophylliens, tandis que les cellules des deux épidermes renferment un liquide d'un rouge violacé qui donne à la plante sa coloration.

L'acide acétique avive cette couleur qui devient alors d'un beau rouge; sous l'influence de l'ammoniaque, la matière colorante devient au contraire brune, puis verte.

2. *Fagus sylvatica* (var. *purpurea*). — Les feuilles du Hêtre pourpre présentent un liquide rouge dans l'intérieur des cellules de leurs deux épidermes, mais cette coloration n'est pas générale, certaines cellules épidermiques ne contenant pas de liquide rouge; celles-ci sont alors vides.

3. *Achyranthes Werschaffeltii.* — Les feuilles offrent une coloration rose générale; les cellules des deux épidermes sont remplies d'un liquide rose violet qui parfois même semble se répandre dans le parenchyme, apparence peut-être simplement due à la déchirure des éléments épidermiques.

Les cellules du mésophylle renferment de la chlorophylle et parfois

aussi cette dernière matière se retrouve dans les poils obtus et recourbés qui se voient à la face inférieure,

4. *Betta vulgaris* (var. *purpurea*). — Dans la feuille qui est rougeâtre, on remarque que les deux épidermes renferment dans leurs cellules un liquide rouge violet dont on ne rencontre que très-rarement quelques traces dans le mésophylle.

5. *Berberis violacea.* — Les deux épidermes présentent un liquide rose violacé dans leurs cellules.

2e SECTION : *Feuilles colorées sur une seule face.*

1. *Strobilanthes Goldfussia* (var. *Sabiniana*). — La feuille est rougeâtre inférieurement; les cellules de l'épiderme supérieur sont vides, tandis qu'un liquide rouge remplit celles de l'épiderme inférieur et peut, par leur rupture, se répandre dans le parenchyme sous-jacent.

2. *Ricinus sanguineus.* — Les feuilles du Ricin pourpre ne sont colorées que sur leur face supérieure ; or c'est également dans les cellules de l'épiderme supérieur que se trouve localisé le liquide coloré.

3. *Begonia rex.* — Cette belle plante ornementale forme à peu près le passage entre cette section et la suivante, car si sa face inférieure est seule colorée en rouge d'une façon générale, on retrouve cette teinte sur certains points de la face supérieure, en particulier vers les nervures et les bords. Le liquide rose est d'ailleurs uniquement localisé dans les cellules de l'épiderme inférieur et dans celles de l'épiderme supérieur correspondant aux macules et bords rouges.

Sous l'influence de l'ammoniaque, la matière colorante vire au brun bleuâtre; on obtient cet effet plus rapidement en faisant agir d'abord l'éther, qui dissout une matière grasse déposée à la surface de la feuille, puis l'ammoniaque.

3e SECTION : *Feuilles offrant des lignes ou des marques de couleur rouge*, etc.

1. *Orchis maculata.* — La feuille de cette Orchidée présente, sur sa face supérieure, des taches purpurines ou d'un violet foncé, taches

qui s'affaiblissent ou disparaissent même complétement quelque temps après la floraison. Ces taches sont dues à l'existence d'un liquide pourpre ou violet renfermé dans les cellules de l'épiderme supérieur.

Les divers réactifs agissent ainsi sur cette matière colorante :

Eau : ne produit d'abord aucun effet, puis décolore la feuille, tandis qu'elle prend elle-même une teinte violette.

Ammoniaque : la coloration vire immédiatement au bleu verdâtre, puis pâlit et disparaît en peu de temps.

Éther ammoniacal : même action que l'ammoniaque.

Éther : décolore la feuille, qui prend une teinte générale d'un vert jaunâtre.

Alcool : la feuille devient uniformément verte.

Acide acétique : la matière colorante vire immédiatement au rose vif.

Huile : aucune action.

J'ai fait sur les feuilles, souvent tachées de violet, des *Orchis mascula* et *latifolia* des observations identiques à celles qui se rapportent à l'*Orchis maculata.*

2. *Pelargonium zonale.* — Les lignes ou zones colorées y sont dues à la présence d'un liquide violacé qui se trouve contenu dans les cellules de l'épiderme supérieur, les utricules du mésophylle renfermant seulement des grains de chlorophylle et des cristaux.

3. *Cissus marmorata.* — Les cellules de l'épiderme inférieur présentent un liquide couleur lie de vin ; quant à l'épiderme supérieur, qui est relevé en dents assez aiguës, ses cellules contiennent un liquide rosé. La préparation étant placée dans l'eau commune, on ne tarde pas à voir les cellules de l'épiderme inférieur virer au bleu pur.

Ammoniaque : fait immédiatement passer la coloration au bleu foncé.

Éther ammoniacal : même action.

Acide acétique : avive la teinte rose, puis finit par la faire disparaître.

4. *Passiflora kermesina.* — Les taches colorées sont dues à un liquide violet ou violacé contenu dans les cellules épidermiques ; ce

liquide prend immédiatement une teinte bleue verdâtre sous l'influence de l'ammoniaque.

Les cellules épidermiques sont vides dans les parties de la feuille qui ne présentent pas une coloration spéciale.

5. *Canna* (*discolor?*). — Les grandes feuilles verdâtres offrent une coloration rose sur leurs bords et leurs nervures; en ces points on trouve les cellules des deux épidermes remplies d'un liquide violet.

Le mésophylle présente cette particularité, que les assises immédiatement sous-jacentes aux épidermes sont formées de grandes cellules quadrangulaires et vides.

6. *Calladium discolor*. — A la face supérieure de la feuille, on constate que les nervures sont colorées en rose, et que des zones de même couleur s'étendent dans leur intervalle; dans les parties ainsi teintées on observe que les cellules de l'épiderme supérieur renferment un liquide rose, tandis que ces mêmes cellules sont vides dans les parties de la feuille où la couleur verte se montre seule.

7. *Sedum Telephium*. — Les feuilles épaisses et charnues de l'Orpin sont verdâtres, avec des bords rosés; souvent même on remarque que cette coloration s'étend vers le milieu de la feuille. Dans ce cas, les deux épidermes renferment un liquide violacé dont la teinte présente une intensité qui varie suivant la coloration de la feuille elle-même.

8. *Hibiscus Cowperii*. — Dans les feuilles vertes et roses de cette Malvacée, on retrouve encore le liquide rose remplissant les cellules épidermiques dans les points qui correspondent aux parties colorées.

9. *Oplismenus imbecillis*. — Les feuilles présentent des bords roses circonscrivant une lame parcourue par des bandes longitudinales blanches et vertes. Voici le résultat de l'examen anatomique de ces diverses parties :

Parties roses : cellules de l'épiderme supérieur et de l'épiderme inférieur contenant un liquide rose; cellules du mésophylle remplies de chlorophylle.

Parties vertes : cellules épidermiques vides, cellules du parenchyme remplies de chlorophylle.

Parties blanches : cellules épidermiques vides, cellules du mésophylle contenant des grains incolores.

Coleus Vershaffeltii. — Dans les parties colorées, les épidermes et les poils renferment un liquide violacé; ailleurs les cellules épidermiques sont vides.

Calyces et corolles diversement colorés.

1. *Fuchsia coccinea.* — *a. Calyce.* — La coloration rouge paraît plus intense à la face inférieure ou externe des sépales qu'à leur face supérieure ou interne; le liquide rosé est contenu dans les cellules épidermiques.

Voici l'action des réactifs sur ces sépales :

Eau : action nulle.

Ammoniaque : fait virer au violet la teinte rouge puis la fait disparaître; l'ammoniaque prend alors une coloration brunâtre.

Éther ammoniacal : produit une coloration violette, puis décolore rapidement le tissu.

Éther : décoloration immédiate.

Alcool : décoloration immédiate.

Acide acétique : d'abord aucun effet, puis décoloration de la feuille, solution rose.

b. Corolle. — La matière colorante, violette dans la variété examinée, est localisée dans les cellules épidermiques.

Eau : aucun effet.

Ammoniaque : coloration bleu foncé.

Acide acétique : avive la teinte violette qu'il fait passer au rose, puis décolore la feuille; solution rose.

2. *Punica Granatum.* — Dans le calyce, comme dans la corolle, la coloration rouge est due à un liquide contenu dans les cellules des deux épidermes; on remarque que les cellules de l'épiderme supérieur des sépales sont moins vivement colorées que celles de l'épiderme inférieur.

3. *Althæa rosea.* — Un liquide rosé remplit les cellules épider-

miques, lesquelles contiennent parfois aussi des grains de chlorophylle.

4. *Centaurea Cyanus.* — Une coupe menée à travers la lame du pétale montre que les cellules de l'épiderme inférieur renferment un liquide bleuâtre.

5. *Campanula Medium.* — Toutes les cellules de l'épiderme supérieur du pétale présentent un liquide bleu violacé qu'on retrouve aussi dans les utricules de l'épiderme inférieur, mais non plus d'une façon aussi générale, un certain nombre de ces dernières étant vides.

6. *Aconitum Stærkianum.* — Les deux épidermes du calyce pétaloïde renferment, dans leurs cellules, un liquide bleuâtre.

7. *Calendula officinalis.* — Les pétales montrent dans les cellules de leurs deux épidermes des grains jaunâtres et souvent assez gros; ces cellules contiennent parfois des grains brunâtres ou sont même complétement vides.

C. — *Colorations vernales.*

(PLANCHE IV).

1. *Quercus robur.* — Les jeunes feuilles sont rougeâtres : leurs cellules épidermiques renferment un liquide rougeâtre ou violacé; dans les feuilles adultes et offrant la coloration verte, on constate au contraire que les utricules des deux épidermes sont absolument vides.

2. *Rosa centifolia.* — Les feuilles vernales sont, non plus rougeâtres, mais simplement rosées; un liquide coloré se trouve dans les cellules des deux épidermes, on peut toutefois remarquer que les cellules de l'épiderme supérieur sont plus colorées que celles de l'épiderme inférieur.

3. *Punica Granatum.* — On constate, à simple vue, que les premières feuilles offrent un contour rosé dû à une matière colorante contenue dans l'épiderme supérieur. Dans les vieilles feuilles, uniformément vertes, l'épiderme est vide. — La coloration rose est d'ailleurs localisée vers la pointe de la feuille.

4. *Cratægus Oxyacantha.* — Les jeunes pousses sont rougeâtres et l'on observe que la matière colorante se trouve dans les deux épider-

mes ; cependant, en certains points, l'épiderme inférieur ne renferme pas de matière rose dans l'intérieur de ses utricules.

5. *Mahonia aquifolium.* — Les jeunes feuilles sont rouges et présentent un liquide coloré dans les cellules des deux épidermes et particulièrement de l'épiderme supérieur ; dans les feuilles plus âgées et verdâtres, les cellules des deux épidermes sont vides.

D. — *Colorations automnales.*

(PLANCHE IV).

En automne, les feuilles prennent diverses colorations jaunes, brunes ou rouges, fort remarquables par la localisation spéciale des principes colorants auxquels les feuilles doivent ce nouvel aspect.

A. FEUILLES AUTOMNALES JAUNATRES.

1. *Tropæolum majus.* — Lorsqu'on examine la coupe d'une feuille verte de cette plante, on constate que les utricules du parenchyme renferment des grains de chlorophylle en très-grand nombre ; dans la feuille automnale, au contraire, on trouve dans ces mêmes cellules des grains jaunâtres et moins abondants que les grains verdâtres dont ils ont pris la place, mais en quantité moindre.

2. *Cerasus Laurocerasus.* — La feuille automnale est jaunâtre et l'anatomie montre également que cette teinte est due à la présence, dans les cellules du parenchyme, de grains jaunes représentant les granules chlorophylliens mais en quantité moindre.

3. *Pyrus communis.* — La feuille jaunâtre du Poirier montre aussi, dans les cellules de son parenchyme, des grains assez gros, d'un jaune pâle.

4. *Fuchsia coccinea.* — Dans la feuille verte, les cellules du mésophylle renferment de nombreux grains de chlorophylle et parfois aussi des cristaux en aiguille. Dans les feuilles automnales on trouve au contraire, dans ces utricules, de gros granules jaunâtres et dont le nombre est moindre que celui des grains verts observés dans le premier état de la feuille.

B. Feuilles automnales brunes.

1. *Vinca minor.* — D'abord jaunâtres, à l'automne, les feuilles de la Pervenche prennent bientôt une coloration brunâtre dont la cause est d'ailleurs la même, car c'est dans les cellules du parenchyme qu'on trouve les grains brunâtres qui la déterminent.

2. *Æsculus Hippocastanum.* — La teinte brunâtre est due ici aussi à la présence de grains brunâtres dans les cellules du parenchyme.

3. *Quercus sessiliflora.* — La teinte brune ou feuille morte a envahi les cellules à chlorophylle comme ci-dessus; les tissus eux-mêmes sont teintés de brun.

C. Feuilles automnales rouges.

1. *Clayera Japonica.* — La feuille, assez charnue, est d'abord verte; l'examen anatomique y montre alors les cellules du parenchyme remplies de grains de chlorophylle; puis, vers le mois d'août, les feuilles prennent une teinte rougeâtre très-prononcée. Le microscope montre alors, dans tous les utricules du mésophylle, des grains incolores et, en outre, dans les cellules en palissade voisines de la face supérieure, un liquide rougeâtre qui donne à la feuille sa coloration automnale.

2. *Ampelopsis quinquefolia.* — La feuille verte de la Vigne Vierge présente de la chlorophylle dans tous les éléments de son parenchyme; mais lorqu'elle a pris la teinte rouge que chacun a pu observer vers la fin de l'été, on constate que l'assise de cellules en palissade, situées sous l'épiderme supérieur, renferme un liquide rouge y coexistant avec des grains incolores, tandis que ceux-ci existent seuls dans les autres assises du mésophylle où ils présentent parfois encore une légère coloration verdâtre. (L'observation a été faite au commencement d'août).

3. *Cerasus avium.* — La feuille automnale est rougeâtre et son examen anatomique montre que la matière colorante est encore localisée dans les éléments du mésophylle.

4. *Ribes aureum.* — La feuille automnale rougeâtre présente également le principe colorant localisé dans le mésophylle.

5. *Ficus elastica.* — La feuille rougeâtre contient dans les cellules

en palissade, voisines de la face supérieure, un liquide rouge qui s'y montre en même temps que des grains de couleur glauque ; ceux-ci existent seuls dans les autres parties du mésophylle.

Les recherches précédentes peuvent se résumer ainsi :

a. — Dans les feuilles dont certaines parties offrent une coloration particulière et blanchâtre, on constate que les cellules du parenchyme qui correspondent à ces points ne renferment que des grains incolores ou légèrement glauques, tandis que les cellules du parenchyme vert contiennent de nombreux grains chlorophyllins ; on peut dire qu'ici il y a ***décoloration*** et non coloration.

b. — Dans les feuilles à coloration vraie, normale ou pérenne, le principe colorant semble être constamment ou presque constamment localisé dans les cellules de l'épiderme, probablement déchirées dans les cas très-rares (***Strobilanthes***, *Achyranthes*, etc.) où cette matière a été vue dans les cellules du mésophylle (1).

c. — Si dans une même feuille (*Oplisnemus*) il existe à la fois des parties vertes, d'autres blanches et d'autres roses ou rouges, on constate que les cellules du mésophylle contiennent, dans le premier et le troisième cas, des grains chlorophyllins ; dans le second, des grains incolores, tandis que les cellules épidermiques, vides dans le premier et le deuxième cas, renferme un liquide rosé dans le troisième.

d. — Dans les calyces et corolles colorés, les matières colorantes sont localisées dans les cellules épidermiques.

e. — Les colorations vernales sont dues, comme les colorations pérennes, comme celles des fleurs, à des dépôts formés dans les cellules épidermiques.

f. — Dans les colorations automnales, le principe colorant se trouve, non dans l'épiderme, mais dans les cellules du mésophylle.

g. — La teinte brune ou « feuille morte » s'étend jusqu'aux tissus eux-mêmes.

(1) Le Chou Rouge, étudié par M. Morren, semble faire exception à cette règle ; mais le principe colorant n'y est pas toujours limité aux cellules du mésophylle, comme l'a pensé ce savant, car les éléments épidermiques en contiennent aussi.

CHAPITRE VI.

DE L'ÉPIDERME.

De tous les tissus de la feuille, l'épiderme a été tout d'abord le mieux étudié ; cependant son histoire ne fut bien connue qu'à la suite des recherches de M. Ad. Brongniart. Ce savant observateur établit que bien loin de former une membrane simple et sans structure appréciable, l'épiderme consiste en une ou plusieurs couches de cellules fortement serrées les unes contre les autres, n'adhérant au contraire que légèrement aux utricules qui composent le parenchyme et différant totalement de ces utricules par leur forme et leur nature ; aucun vaisseau ne se montre dans l'épaisseur de la zone épidermique. Lorsqu'on fait macérer dans l'eau des feuilles de Chou, on isole de la surface épidermique une membrane continue qui est la *cuticule* (Ad. Brongniart).

L'épiderme foliaire consiste généralement, sur les deux faces de la feuille, en une assise de cellules tabuliformes, et le plus souvent vides; dans les feuilles coriaces il y a parfois deux, trois ou même quatre assises de cellules épidermiques. Dans les feuilles des Monocotylédons, les cellules épidermiques ont la forme de rectangles allongés dans le sens de l'organe; chez les Dicotylédons, au contraire, ces éléments ont un contour ou régulier ou sinueux, au moins dans les parties qui recouvrent le parenchyme, car au-dessus des nervures, on trouve un épiderme à cellules simplement allongées. C'est dans ces mêmes organes qu'on trouve des stomates interposés aux cellules épidermiques. Quant aux poils, ils peuvent être portés par l'épiderme supérieur et par l'épiderme inférieur ; cependant c'est principalement à la surface de ce dernier qu'on les trouve en plus grand nombre.

Je viens de dire que les cellules de l'épiderme foliaire étaient gé-

néralement vides, mais il ne faut pas généraliser ce fait d'une façon absolue : M. Ad. Brongniart a montré en effet que les plantes aquatiques manquant de stomates, renferment de la matière verte dans les cellules superficielles du parenchyme tenant lieu d'épiderme, et l'on sait que la coexistence de stomates et de matière verte sur un même épiderme s'observe chez le *Neptunia*, le *Limosella*, le *Littorella*, le *Liparis Læselii*, dans la plupart des Alismacées, des Butomées, des Juncaginées, etc. (1).

A mesure que les recherches anatomiques se sont multipliées et ont fourni des notions nouvelles et précises sur la structure des diverses parties de la feuille, on a pu se convaincre qu'il existait entre leurs épidermes et leur parenchyme des relations telles qu'étant donné l'un des deux termes du rapport, on peut assez exactement connaître le second en se basant sur les lois suivantes :

1° Si les deux épidermes (celui de la face supérieure et celui de la face inférieure) sont identiques, le parenchyme est ou homogène ou symétrique (Monocotylédons surtout).

2° Si les deux épidermes sont dissemblables, le parenchyme est à la fois hétérogène et asymétrique (la plupart des Dicotylédons arborescents).

3° Lorsqu'un seul des deux épidermes est formé de cellules sinueuses, il occupe la face inférieure des feuilles placées tout entières dans l'air, et la face supérieure de celles qui flottent, appuyant sur l'eau leur face inférieure, comme c'est le cas pour les *Nymphæa*, les *Hydrocharis*, etc. (Ad. Chatin).

Or, comme il est généralement aisé de reconnaître, par leur coloration surtout, si les épidermes d'une feuille sont identiques ou dissemblables, on voit qu'à cette première notion s'en rattache immédiatement une seconde relative à la structure du parenchyme; un coup d'œil jeté sur une feuille suffira donc souvent pour faire connaître la nature symétrique ou asymétrique de son parenchyme (2).

(1) Ad. Chatin, *Note sur la présence de matière verte dans l'épiderme des feuilles de l'Hippuris vulgaris*, etc. (*Bulletin de la Société Botanique de France*, t. II, p. 674, séance du 23 novembre 1855).

(2) Ad. Chatin, *De l'existence de rapports entre la nature de l'épiderme et celle*

Ces relations entre la nature des épidermes et celle du parenchyme pourront fournir encore, dans certains cas, d'excellents caractères anatomiques capables de grouper ou de séparer les espèces d'un même genre, ce qui a été fait pour les Santalacées, les Valérianées, etc.

Les poils émanant de l'épiderme, leur histoire devrait trouver place à la suite de la sienne, mais elle se réduirait à une énumération aride de leurs diverses formes, du nombre de leurs cellules, etc.; souvent utiles à considérer au point de vue descriptif, ces organes n'offriraient ici aucun intérêt. Je préfère donc m'attacher à l'étude des stomates et des glandes, dont les premiers sont de véritables dépendances de l'épiderme, et dont les secondes, généralement en rapport avec ce dernier, offrent au point de vue pharmaceutique un réel intérêt, puisque c'est grâce à leurs produits de sécrétion qu'un grand nombre de feuilles méritent de compter dans la matière médicale.

CHAPITRE VII.

DES STOMATES.

La description des stomates se rattache de la façon la plus étroite à l'étude générale des productions épidermiques, mais c'est à la surface des feuilles qu'on les rencontre principalement; ils concourent ainsi dans une certaine mesure à l'accomplissement des phénomènes physiologiques importants, aussi me semble t-il bien difficile de retracer l'histoire de la Feuille sans dire quelques mots de ces appareils.

On sait que la véritable nature des stomates fut établie par Link en 1819 et que durant longtemps les botanistes furent très-divisés

du parenchyme des feuilles. (*Bull. Soc. Bot. de France*, t. IV, p. 290, séance du 27 mars 1857).

sur les questions relatives à leur structure; plusieurs prétendirent même que les stomates n'étaient pas des ouvertures (Turpin, Raspail). Mirbel les considéra d'abord comme des poils courts, Meyen persista longtemps à les regarder comme des glandes (1) et l'organisation de ces appareils ne fut ainsi bien fixée qu'à la suite des recherches de M. Ad. Brongniart qui en fit connaître le développement et la structure.

Développement des stomates. — A l'état parfait le stomate consiste, chacun le sait, en une *ostiole* bordée de deux *cellules marginales* plus ou moins arquées; mais au début, l'épiderme était continu sur toute l'étendue de sa surface et c'est par la subdivision de certaines de ses cellules que se sont constituées les cellules marginales et l'ostiole, tandis que le parenchyme sous-jacent subissait une dislocation dont le résultat était la formation de la *chambre aérienne* ou sous-stomatique. Telle est le plus souvent la marche des phénomènes qui déterminent la constitution du stomate; H. von Mohl et Weiss (2) ont surtout contribué à nous les faire connaître et l'on peut dire qu'elle est devenue aujourd'hui classique (3); cependant des observations plus récentes ont montré que le plan général pouvait subir parfois des modifications importantes, aussi crois-je devoir citer quelques-uns des résultats ainsi acquis à la science.

Dans les Liliacées, d'après Sorauer, les stomates se développeraient par trois cellules filles, se trouvant à l'intérieur d'une cellule épider-

(1) Dans ces dernières années, Licopoli reprenant les idées anciennes de Gasparrini, a cru pouvoir admettre que les stomates servaient souvent à l'excrétion du produit de diverses glandes superficielles. Ainsi les Crassulacées possédant des glandes calcifères, cet anatomiste pense que les stomates voisins possèdent un petit canal analogue au « cistoma » décrit par Gasparrini chez les *Cereus* et qui, plongé dans la masse sous-jacente, servirait à l'expulsion de la matière sécrétée. Voy. Licopoli, *Sopra alcune relazioni degli stomi con le glandule calcifere di alcune piante* (*Bull. dell' Assoc. dei nat. e medici*), février 1870, p. 24. — *Id.*, *Sulla structura degli stomi e di alcune glandule dermoïdali* (*ibid.*, juillet 1870, p. 93). — *Id.*, *Sugli stomi di alcune Passiflore*, 1872, p. 122.

(2) Weiss, *Verandl. des Zool.-Botan. Vereins in Wien*, 1857.

(3) Duchartre, *op. cit.*, p. 102 et suiv. — Les cellules marginales, qui bordent l'ouverture stomatique ont ordinairement la même grosseur; cependant chez l'*Alnus glutinosa* et le *Prunus Laurocerasus*, il y aurait, sur la même feuille, quelques stomates trois ou quatre fois plus volumineux que les autres. (Czech, *Untersuchungen ueber die Zahlverhæltnisse und die Verbreitung der Stomata; Bot. Zeitung*, 1865, p. 101, etc.)

mique. A la vérité, dit-il, on rencontre dans les premiers degrés du développement, des cellules mères pourvues aussi de deux cellules filles ou même d'une seule, mais c'est uniquement sur les cellules mères pourvues de trois cellules filles qu'on peut observer le développement de la chambre aérienne (1).

Déjà étudiés dans leur développement par Oudemans (2), les stomates des Fougères ont été, peu après, considérés sous ce même point de vue par Hildebrand qui leur a consacré un long mémoire dont voici les principales conclusions :

1° Chez les *Aneimia,* la cellule mère des cellules marginales naît par une section horizontale et lenticulaire de la partie supérieure d'une cellule épidermique.

2° Dans les *Pteris,* il apparaît, dans des cellules voisines situées dans la même direction et l'une derrière l'autre, une cloison fortement incurvée, qui naît de la paroi même à laquelle elle aboutit, sans séparer de la cavité de la cellule un de ses angles ni un tronçon complet; il en résulte deux cellules en fer à cheval emboîtées l'une dans l'autre, et une troisième renfermée dans l'intérieur du fer à cheval : c'est celle-ci qui deviendra la cellule mère des cellules marginales.

3° Dans l'*Osmunda regalis,* etc., la cellule mère du stomate se sépare aussi d'une des cellules épidermiques, mais par une cloison qui laisse derrière elle soit un angle, soit une extrémité tout entière de la cellule, de sorte que le futur stomate est contigu à plusieurs cellules épidermiques. L'anatomiste allemand rapproche ces faits de ceux qui ont été observés dans divers Phanérogames (*Hyacinthus, Reseda,* etc.).

4° Chez le *Cibotium Schiedei,* il se développe d'abord une cloison concave en fer à cheval, et dans l'intérieur de la cloison qui en résulte, une deuxième cloison en fer à cheval, concave en sens contraire, qui s'insère sur la précédente et forme avec elle la cellule mère du stomate.

(1) P. Sorauer, *Ueber die Spaltœffnungen bei den Liliaceen* (*Bot. Untersuch. aus dem physiol. Laboraturium der landwirth. Lehr. in Berlin.* T. I, n° 1, p. 1, 1865.)

(2) Oudemans, *Sur l'origine des stomates de quelques espèces d'Aneimia* (*Congrès de Botanique et d'Horticulture tenu à Amsterdam en* 1865, p. 85).

Quant à la formation des cellules marginales elles-mêmes dans leur cellule mère, elle s'accomplit comme dans la plupart des Phanérogames (1).

Situation et répartition des Stomates. — Les stomates sont le plus souvent situés au niveau même de la couche épidermique, de façon à être compris dans son plan ; mais ailleurs ils font une légère saillie à sa surface ou sont au contraire situés dans des sortes de puits sous-épidermiques (*Protéacées*) ou dans des poches profondes et tapissées de poils (*Nerium Oleander*) (2). A ce sujet je rappellerai les observations par lesquelles Hildebrand a montré que la face supérieure de divers *Marsilia* est très-dissemblable dans les feuilles aériennes et dans les feuilles nageantes : les cellules marginales du stomate sont enfoncées au-dessous du niveau de l'épiderme dans les feuilles aériennes, tandis qu'elles restent au contraire au même niveau, chez les mêmes espèces, dans les feuilles nageantes (F. Hildebrand, *Ueber die Schwimmblatter von Marsilia und einiger anderen amphibischen Pflanzen ; Bot. Zeit.*, 1870, n°s 1, 2).

Les stomates correspondent à la partie parenchymateuse du mésophylle ; ils sont ainsi limités aux parties uniquement cellulaires sur lesquelles ils sont disséminés sans ordre (Dicotylédons) ou rangés en séries longitudinales (Monocotylédons) ou bien encore disposés sur des lignes cellulaires spéciales (Conifères).

Dans les espèces ligneuses ou frutescentes et dans un certain nombre d'herbes, les feuilles ne présentent des stomates qu'à leur seule face inférieure, mais dans beaucoup d'autres herbes, ces organes se trouvent sur les deux côtés de la feuille.

On ne peut admettre comme générale la règle selon laquelle les stomates manqueraient sur les parties pourvues d'un épiderme qui vivent hypogées ou flottantes; M. Duchartre a montré en effet que les feuilles souterraines de la Clandestine possèdent des stomates parfaits et qu'on en trouve également à la face inférieure des feuilles flottantes

(1) F. Hildebrand, *Ueber die Entwickelung der Fornkrautspaltœffnungen* (*Bot. Zeit.*, 1866, p. 245, etc. — *Bull. Soc. Bot.*, t. XV, p. 2).

(2) Duchartre, *loc. cit.*, p. 105 et suiv.

des *Nymphæa*, *Nenuphar*, *Hydrocharis morsus-ranae*, etc. Quant aux feuilles des plantes submergées, le même observateur a montré que si elles sont dépourvues totalement de stomates, c'est en raison de leur organisation spéciale et non pas à cause du milieu ambiant, car les Jacinthes qu'on oblige à se développer dans l'eau n'offrent aucune altération dans leurs appareils stomatiques.

Dilatation et occlusion des Stomates. — Des observations déjà anciennes ont établi que l'ouverture stomatique était tantôt béante, tantôt fermée ; mais une fois cette proposition admise, l'interprétation du phénomène donna lieu à des théories très-différentes et paraissant absolument contradictoires. Ainsi, J. Banks pensait que les stomates se fermaient par un temps sec, tandis que Moldenhawer soutenait que l'occlusion de l'ostiole était constamment due à l'influence de l'humidité, et certaines expériences d'Amici semblaient venir à l'appui de cette dernière théorie ; mais ces curieux phénomènes n'ont été réellement bien connus qu'à la suite des recherches d'H. von Mohl qui montra, tout d'abord, que les choses sont loin de se passer aussi simplement que l'avaient imaginé les observateurs précédents, de sorte que les conclusions dissemblables auxquelles ils étaient arrivés se sont trouvées toutes également fondées dans certains cas.

Les cellules épidermiques qui environnent le stomate pouvant agir sur celui-ci selon qu'elles se gonflent par l'afflux des sucs ou s'affaissent par leur diminution, H. von Mohl s'est efforcé d'atténuer cette action perturbatrice en faisant dans les feuilles des sections pratiquées de façon à ouvrir les cellules épidermiques qui forment comme le cadre du stomate. Dans ces conditions, il vit constamment les stomates de l'*Amaryllis formosissima* dilater dans l'eau leurs ostioles, tandis qu'ils les fermaient dans l'eau sucrée ; il put ainsi produire successivement cette dilatation et cette occlusion en déterminant avec l'eau pure et l'eau sucrée la turgescence et le dégonflement des cellules stomatiques ; la turgescence de ces utricules a donc pour effet d'ouvrir l'ostiole, et dans beaucoup de plantes il suffit d'arracher l'épiderme pour voir se produire ces deux effets avec les deux liquides (*Lilium bulbiferum*, *L. Martagon*, *Pancratium illyricum*, etc.). Il est

aussi des plantes où le stomate exécute librement ces mouvements, et qu'on voit dès lors ouvrir leurs stomates dans l'eau, bien que restant encadrés dans l'épiderme intact (divers *Lilium*, plusieurs Orchidées européennes). Ces végétaux forment donc un contraste remarquable avec la majorité dans laquelle les stomates des feuilles se ferment par l'action de l'eau (Graminées, etc). La différence capitale qui existe entre cette fermeture ordinaire des stomates par l'humidité dans les feuilles entières, et leur ouverture dans ces mêmes feuilles, débarrassées de leurs éléments épidermiques, ne peut tenir qu'à la prédominance de cette dernière action dans le dernier cas.

D'autre part, H. von Mohl rapporte que sous l'influence de la lumière et de la chaleur, tout à fait indépendamment de l'humidité, le pouvoir d'absorption des cellules stomatiques augmente comparativement à celui de l'épiderme, de telle sorte que ces organes se comportent, dans la seconde moitié du jour, où la lumière a pu agir plus longtemps sur eux, tout autrement que dans la première moitié.

D'après cet anatomiste, la forme en croissant des cellules stomatiques est due à leur turgescence. — Comment ces cellules sont-elles courbées par leur gonflement? Mohl admet que leur portion située en dehors de l'antichambre ne contribue que peu à l'ouverture et à la fermeture de l'ostiole, ces mouvements résultant presque uniquement des changements de forme subis par leur portion qui circonscrit immédiatement le stomate. La contraction de cette portion semble en opposition avec la dilatation résultant de l'absorption de l'eau; il admet que les cellules stomatiques gagnent en dimensions vers la profondeur de la feuille (1).

D'après Unger, l'état de turgescence des cellules stomatiques ainsi que celui des cellules épidermiques qui a lieu en même temps, ne détermine pas l'ouverture, mais bien au contraire la fermeture de l'ostiole. Cette conclusion ne concorde guère avec celle de Mohl; j'ajoute que, d'après Unger, la turgescence des deux cellules stoma-

(1) Hugo von Mohl, *Welche Ursachen bewirken dei Erweiterung und Verengung der Spaltœffnungen?* (*Bot. Zeitung*, 1856, p. 697 et suiv.).

tiques qui détermine la fermeture de l'ostiole s'accompagne de celle des cellules épidermiques qui en augmente l'effet (1).

Nombre des stomates. — Krocker, Thomson, Lindley, Unger, et surtout E. Morren, se sont attachés à déterminer le nombre des stomates existant sur les feuilles. Ce dernier observateur, qui a consacré à ce sujet une longue série de recherches, a procédé de la manière suivante : le grossissement employé étant égal à 300 diamètres, la surface réelle de l'image était comprise 3,67 fois dans un millimètre carré, de sorte qu'en multipliant par 3,67 le nombre moyen des stomates trouvé pendant une série d'observations, on avait le nombre de stomates compris en moyenne sur un millimètre carré d'une surface foliaire. Pour passer de là à la détermination du nombre de stomates compris sur la surface totale de la feuille, Morren a eu soin de laisser de côté une portion équivalente à la superficie des principales nervures, puisqu'il y a absence totale de stomates sur les nervures. Il a ainsi formé des tableaux très-étendus et donnant : 1° la détermination du nombre des stomates sur les feuilles des diverses plantes généralement répandues en Belgique; 2° le nombre de stomates compris par millimètre carré de surface sur les feuilles des mêmes plantes; 3° la détermination du nombre de stomates par feuille moyenne chez les mêmes végétaux (2).

D'une façon générale, les feuilles des arbres sont plus riches en stomates que celles des herbes ; les feuilles charnues sont peu stomatifères; il y a presque autant d'herbes portant des stomates à leur face foliaire supérieure qu'il y en a qui en sont dépourvues sur cette face, etc.

D'après Czech, le nombre des stomates compris sur une étendue déterminée d'une feuille normalement développée est très-variable dans la même espèce, mais se maintient entre des limites fixes dans l'espèce étudiée. C'est ainsi que si l'on compare les nombres moyens

(1) E. Unger, *Beitraege zur Physiologie der Pflanzen.* (*Sitzungsberichte d. Kais. Akad. d. Wissensch*, t. XXV, 1857, p. 441), etc.

(2). Ed. Morren, *Détermination du nombre des stomates chez quelques végétaux indigènes ou cultivés en Belgique* (*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 2e série, t. XVI. 1864).

donnés par l'observation de différentes espèces d'un même genre, on trouve qu'ils sont toujours différents et que la caractéristique du type spécifique se manifeste encore dans cette circonstance (1).

CHAPITRE VIII.

DES GLANDES FOLIAIRES.

On a proposé bien des classifications destinées à grouper d'une façon méthodique les organes glanduleux des végétaux (2), et sans entrer ici dans le détail de ces divers systèmes, je crois pouvoir diviser les glandes foliaires de la manière suivante :

1° Glandes pédicellées;

2° Glandes basilaires ou urticantes ;

3° Glandes intérieures.

La première section comprendra les poils glanduleux à leur sommet ou poils glandulifères (D C.) et les glandes des *Drosera*, des *Rosa*, etc. On ne peut en effet regarder le support de la glande comme sa partie essentielle et, dès lors, on ne saurait séparer des organes profondément semblables, sur cette simple considération que leur pédicelle présente quelque disposition particulière.

Dans le second groupe viendront se placer les seules glandes des

(1) Czech, *loc. cit.*

(2) Guettard, *Mém. de l'Académie* des sciences de Paris, 1745, 1747, 1748, 1749, 1750, 1751, 1756.

Schrank, *Von den Nebengefassen der Pflanzen und ihrem Nutzen.* Halle, 1794.

Marbel, *Éléments de physiologie végétale et de botanique.* Paris, 1815.

De Candolle, *Organographie végétale*, t. I, p. 78.

Eble, *Die Lehre von den Haaren in der gesammten organischen Natur.* Wien, 1831.

Meyen, *Neues System der Pflanzer-Physiologie.* — *Id.*, *Ueber die Secretions-organe der Pflanzen*, 1837.

Raspail, *Nouveau système de physiologie végétale*, 1837, etc.

Orties, car les glandes de la Fraxinelle, localisées sur les organes floraux, ne sauraient trouver place dans ce travail.

Nous trouverons les glandes intérieures ou situées dans l'intérieur du parenchyme, chez les Aurantiacées, les Térébinthacées, les Myrtacées, Hypéricinées, etc.

1. — *Glandes pédicellées.*

Au premier rang de ces organes viennent se placer les poils glanduleux des Labiées, dont les feuilles sont si fréquemment employées en thérapeutique, en raison même de la nature du produit de leurs glandes. Celles-ci sont parfois portées sur un poil assez long, comme en beaucoup de Scrofularinées (*Celsia*, *Verbascum*, etc.), d'autres fois ce pédicelle est fort court, ce qui explique comment on a pu souvent les décrire comme étant immédiatement appliquées sur l'épiderme. Cette idée a été celle de Mirbel, qui regardait ces glandes comme formées par la dilatation d'une seule cellule et pensait qu'elles adhéraient à l'épiderme par un point de leur périphérie (1).

Vingt ans plus tard, Bentham décrivait encore comme telles les glandes des Labiées (2) ; Kroker les a désignées comme des glandes en mamelon (3), et quant à de Candolle, il se borne à rappeler qu'on a appliqué le nom de « glandes globulaires » « à de petits globules « sphériques qu'on observe sur la feuille des Labiées et dont la nature « n'est pas bien connue (4). »

Meyen, les rapprochant des glandes foliaires des Hypéricinées et des Aurantiacées, a été ainsi conduit à leur attribuer des caractères anatomiques peu conformes à la réalité des faits ; il les considéra en effet comme des glandes intérieures, et j'aurai bientôt à montrer quelles dispositions les distinguent de ces dernières.

(1) Mirbel, *Mémoires sur l'anatomie et la physiologie des Labiées* (*Ann. du Mus.*, 1810).

(2) Bentham, *Labiatarum genera et species*, Londres, 1832.

(3) Kroker, *De plantarum épidermide*, Wratislisloniæ, 1833.

(4) A. P. de Candolle, *Organographie végétale*, 1827, t. I, p. 97, 98.

Ainsi que l'a montré M. Martinet (1), les glandes des Labiées ont la forme d'un ovoïde supporté par un poil de longueur variable et parfois si court qu'elles paraissent sessiles; elles sont unicellulaires ou pluricellulaires par cloisonnements verticaux.

Les glandes formées d'une seule cellule se trouvent dans les *Mentha citrata*, *Lavandula vera*, *Rosmarinus officinalis*, *Thymus vulgaris*, *Melissa officinalis*, etc. On observe les glandes composées de deux cellules dans les *Hyssopus* et les *Melissa;* celles à quatre cellules, dans le *Salvia splendens*, plusieurs espèces de *Lamium;* celles à huit cellules, dans les *Mentha piperita*, *M. crispa*, etc. Enfin, dans les genres *Galeopsis* et *Scutellaria*, on trouve des glandes formées de seize ou même de trente-deux cellules (2).

D'après Weiss (*Die Pflanzenhaare*), ces glandes des Labiées ne renferment dans leur jeune âge qu'un suc cellulaire très-aqueux, mais bientôt le contour devient opaque et l'on constate qu'il s'y est formé du tannin, des granulations oléeuses et des huiles essentielles (3); toutes ces matières ont été d'ailleurs fort mal étudiées jusqu'ici, en tant que substances intracellulaires.

Dans les *Pelargonium*, la glande est toujours unicellulaire et finit par contenir plusieurs gouttelettes d'huile essentielle.

Dans le *Chenopodium Vulvaria*, les glandes sont unicellulaires, nombreuses et portées sur des pédicelles de longueur variable, de sorte qu'elles ne sont pas toutes situées au même niveau.

Dans l'*Atropa Belladonna*, on trouve des glandes pluricellulaires, dont les cloisons sont horizontales.

Les glandes du Houblon, que M. Personne a suivies dans leur développement, et qu'il a décrites soigneusement au point de vue de leur

(1) Martinet, *Sur les organes de secrétion des végétaux* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. XIV, 1872).

(2) La même espèce peut d'ailleurs offrir des glandes de divers types; ainsi le *Melissa officinalis* présente des glandes formées d'une cellule et d'autres formées par huit cellules; les *Galeopsis* ont de semblables organes formés par quatre, seize ou trente-deux cellules, etc.

(3) Ces organes contiennent aussi de l'amidon, du sucre, parfois des grains chlorophylliens (Martinet).

histologie comme à celui de leur produit (1), sont portées sur un pédicelle extrêmement court, unicellulaire, et que la masse glandulaire cache bientôt complétement ; celle-ci est discoïde et formée d'un nombre assez considérable de petites cellules séparées par des cloisons généralement verticales (2).

Au point de vue anatomique, les plus remarquables de ces poils glanduleux au sommet sont certainement ceux du *Drosera rotundifolia*, mentionnés par Meyen (3) et que M. Trécul a étudiés plus récemment. Ces poils, qui bordent le limbe de cette curieuse feuille dont j'aurai bientôt à faire connaître les mouvements, sont de couleur verte à la base ; ils se rétrécissent insensiblement, leur couleur pâlit et passe au rose vers leur partie supérieure, qui supporte la glande. Or, et c'est là une particularité intéressante, le pédicelle comprend un épiderme, un parenchyme sous-jacent et enfin, vers son centre, se ramifie un petit faisceau vasculaire composé de quelques trachées. Quant au renflement glandulaire, il comprend un épiderme à cellules incolores, recouvrant une couche de cellules à chlorophylle pâle ; ces deux parties forment une cupule allongée, au fond de laquelle est placé le système vasculaire très-amplifié. — Certains auteurs, ayant égard à cette complexité de structure, ont refusé de placer ces organes parmi les poils glanduleux ; ce sont cependant des glandes pédicellées au premier chef, et je crois qu'on doit leur maintenir le nom sous lequel M. Trécul les a fait connaître (4).

Glandes des Rubus et des Rosa. — Les supports de ces glandes sont plus ou moins longs et se composent des mêmes couches que dans les *Drosera :* 1° épiderme ; 2° parenchyme ; 3° système fibro-vasculaire. Ce pédicelle est souvent coloré en vert, ses cellules renfermant de la chlorophylle. Parfois le support se ramifie de façon à supporter plu-

(1) Personne, *Étude sur le Lupulin* (*Ann. des sc. nat.*, 4e série, t. I).

(2) Ces organes glanduleux du Houblon se trouvent principalement sur les écailles des cônes et sur les ovaires, mais on en trouve aussi à la surface des feuilles.

(3) Meyen, *Ueber die Secretions Organe der Pflanzen*, Berlin, 1837, p. 49.

(4) Trécul, *Organisation des glandes pédicellées des feuilles du Drosera* (*Ann. sc. nat.*, 4e série, t. III).

Voy. aussi, Nitschke, *Anatomie von Drosera* (*Bot. Zeit.*, 1861, p. 233).

sieurs glandes. Celles-ci, disposées généralement en godet, présentent des caractères peu différents de ceux décrits précédemment, et j'avoue ne pas comprendre comment M. Martinet (1) dit que ce tissu est formé par des éléments épidermiques « ayant subi une *dégénérescence adénoïde* ». Ce mot est au moins malheureux. L'étude de la physiologie générale montre, en effet, qu'il existe une grande loi d'économie dont la nature ne se départit jamais (2), empruntant aux organes existants les matériaux dont elle a besoin pour constituer les parties nouvelles; on peut donc rencontrer ici quelque modification plus ou moins accentuée, mais nullement comparable à un phénomène pathologique.

Des glandes analogues s'observent chez les *Cerasus, Prunus, Amygdalus, Persica,* et sur les pétioles des Passiflores.

2. — *Glandes urticantes.*

Ces organes ont été décrits sous divers noms et étudiés par plusieurs botanistes, parmi lesquels il me suffira de citer Hooke, de Candolle, Meyen, Bahrdt, Weddell, Schacht, Duval-Jouve et Martinet (3).

D'après Ad. de Jussieu et M. Weddell, ces poils urticants seraient formés d'une seule cellule conique, renflée à sa base et entourée de cellules épidermiques.

M. Duchartre les décrit comme un poil terminé supérieurement par un petit bouton et enchâssé inférieurement dans une petite colonne évasée dans laquelle s'élabore le produit de sécrétion. Les

(1) Martinet, *loc. cit.*, p. 189.

(2) Milne-Edwards, *Introduction à la Zoologie générale*, p. 117 et suiv.

(3) Hooke, *Micographia.*
De Candolle, *loc. cit.*
Meyen, *loc. cit.*
Bahrdt, *De pilis plantarum.*
Weddel, *Considérations générales sur la famille des Urticées* (*Ann. sc. nat.*, 4e série, BOTANIQUE, 1857).
Schacht, *Die Pflanzenzelle.*
Duval-Jouve, *Étude sur les stimulus d'Ortie* (*Bull. Soc. Bot. de France*, t. XIV, 1867).
Martinet, *loc. cit.*, p. 178 et suiv.

recherches de M. Duval-Jouve viennent à l'appui de cette manière de voir; cet observateur admet en effet que le pédicelle constitue une glande-support dont le contenu passe dans le poil par dialyse. M. Martinet, pense que l'organe sécréteur est localisé dans le bulbe et dans les cellules du pédicelle qui l'avoisinent.

Sur les pétioles, ces poils sont épars sans ordre; les feuilles n'en portent pas à leurs bords; à leur face inférieure, elles n'en ont que sur les nervures, et celles de l'*U. urens*, très-peu; à la face supérieure, elles n'en ont au contraire que sur le parenchyme et jamais sur les nervures (Duval-Jouve).

Les poils des Malpighiacées semblent former la transition avec les glandes intérieures; ce sont en effet des poils fort longs, et qui, procédant d'une base courte, se rabattent en deux longues branches parallèles au plan de la feuille et terminées par une pointe plus ou moins fine. La glande est située au-dessous de l'épiderme et formée par de petites cellules; son produit s'écoule dans le poil par une ouverture arrondie.

3. — *Glandes intérieures.*

Je désigne ici sous le nom que leur a donné Meyen, et qui me paraît le plus convenable, des glandes situées dans le parenchyme des feuilles des Aurantiacées, des Rutacées, des Hypéricinées, etc.

Guettard semble avoir, le premier, décrit ces organes sous le nom de *glandes vésiculaires;* Schrank les nomma *glandes déprimées;* pour de Candolle et Auguste de Saint-Hilaire, ils n'étaient que de simples réservoirs.

Les glandes des feuilles de l'Oranger (1) sont immédiatement situées au-dessous de l'épiderme et formées d'un nombre variable de cellules polyédriques renfermant des gouttelettes d'huile essentielle; peu à peu ces cellules disparaissent de façon à constituer un large

(1) Pour tout ce qui a trait au développement et à la structure de ces glandes, Voy. Baillon, *De la famille des Aurantiacées* (*Thèses de la Faculté de Médecine de Paris*, 1855).

méat tapissé par des cellules jaunes très-fines et très-serrées, c'est-à-dire par des cellules glandulaires (Baillon). D'après M. Martinet, cette lacune une fois formée ne serait plus tapissée par des cellules glandulaires, et cependant cet auteur compare ce phénomène à la desquamation épithéliale dont les culs-de-sac glandulaires des animaux sont le siége. Je crois que dans l'état actuel de nos connaissances, il faut être très-sobre de comparaisons entre le jeu des organes sécréteurs des animaux et le fonctionnement des parties qu'on désigne sous le même nom chez les végétaux ; mais quand on se croit autorisé à le faire, il est au moins prudent de ne pas apporter des arguments absolument contradictoires : les culs-de-sac glandulaires étant, en effet, constamment tapissés par des cellules épithéliales qui se succèdent au fur et à mesure de leur évolution, on pourrait d'après les faits cités par M. Baillon, leur comparer les glandes internes des *Citrus;* avec les idées de M. Martinet, un tel rapprochement me paraît bien discutable, et cependant cet auteur compare cette résorption des glandes des Aurantiacées à la desquamation épithéliale des glandes mammaires et des glandes gastriques ; il l'assimile même volontiers à cette disparition progressive du thymus encore si peu connue.

Plusieurs *Hypericum* et en particulier le Millepertuis commun (*H. perforatum*) présentent sur leurs feuilles de nombreuses taches noirâtres dues à des glandes intérieures « qui, au point de vue de leur « structure, sont analogues à celles des autres parties de la plante, « mais qui en diffèrent en ce que leur contenu est coloré en violet ». (Martinet). — M. Clos a montré que ces glandes n'offraient pas toujours cet aspect opaque et étaient fréquemment translucides ; il a établi, en outre, que sur les feuilles de plusieurs *Hypericum* (*H. montanum* surtout), il existe, auprès de ces glandes intérieures ou immergées, des glandes noirâtres et stipitées, lesquelles se montrent principalement au voisinage des fleurs et occupent le bord même des organes appendiculaires qu'elles rendent ciliés (1).

(1) Clos, *Des glandes dans le genre Hypericum* (*Mémoires de l'Académie des sciences, inscriptions et belles-lettres de Toulouse*, 1868, p. 257 et suiv.).

C'est probablement aussi parmi ces glandes intérieures qu'il faudrait ranger les glandes de l'urne du *Nepenthes*, que M. Faivre décrit comme « très-rapprochées de la surface épidermique et entourées de « cellules verticales en palissade ». (Faivre, *loc. cit.*)

Glandes cristalligènes. — D'après E. de La Rue, le parenchyme de la feuille de l'*Hoya carnosa* présenterait, dans ses cellules, un grand nombre de glandes cristallines presque toujours rattachées à la paroi utriculaire par des filaments simples ou bifurqués et de longueur variable (1).

(1) Eug. de la Rue, *Ueber Krystalldrusen bei einigen Pflanzen* (*Bot. Zeit.*, 1869, p. 337-339).

Les feuilles de diverses Graminées offrent parfois une gouttelette aqueuse à leur extrémité; les Bananiers et plusieurs Aroïdées sont aussi dans ce cas. Les recherches de M. Duchartre ayant montré que ces phénomènes étaient dus à un mode particulier ou exagéré de la transpiration, il ne saurait en être question ici. (Voy. Duchartre, *Bull. Soc. Bot.*, t. V, p. 267).

QUATRIÈME PARTIE.

PHYSIOLOGIE.

La Feuille étant essentiellement un organe de nutrition, il importe d'étudier d'abord comment elle se forme et se constitue, selon quelles lois s'opère son développement, de quels phénomènes particuliers (mouvements, etc.) elle est le siége et enfin comment elle se sépare définitivement de l'axe qui l'a portée. Après avoir ainsi parcouru les différentes phases de l'existence propre de la Feuille, il convient d'examiner quelle part elle prend aux actes physiologiques qui assurent la vie et le développement du végétal considéré dans son ensemble. C'est à cette double étude que sera consacré ce chapitre naturellement divisé en deux parties bien distinctes.

CHAPITRE I.

Vie propre de la Feuille.

A. — *Naissance de la Feuille.*

On sait que lorsque la tige ou ses rameaux sont en pleine activité, au printemps, par exemple, leur extrémité est formée par un tissu homogène représentant essentiellement un parenchyme à cellules

riches en protoplasma et limitées par une fine membrane; c'est le *point végétatif* ou *méristème primitif*. Or c'est constamment de ce point que naissent les feuilles qui jamais ne se montrent dans une partie dont les tissus se sont déjà différenciés de façon à revêtir leurs caractères spéciaux et définitifs; il en résulte que d'une façon générale on peut considérer les feuilles les plus voisines du sommet comme étant les plus jeunes (1).

Dans les Mousses et les Characées, les feuilles forment de bonne heure, au-dessous de la cellule terminale, une série de protubérances dont le sommet est constitué par une seule cellule, tandis que souvent dans les Fougères, les Équisétacées et la plupart des Cryptogames vasculaires, ce mamelon se termine par un cône multicellulaire d'où procédera la feuille. Cette dernière disposition peut être regardée comme générale dans les Phanérogames (Sachs).

Cette étude du premier âge de la Feuille montre qu'il y a continuité entre le tissu de la feuille et celui de la tige; aussi est-ce celle-ci qui va lui fournir les divers éléments qui lui manquent encore : certains faisceaux vasculaires de la tige cheminent sans se mettre en rapport avec les feuilles (faisceaux caulinaires de Naegeli); mais, en général, chaque faisceau fournit à la hauteur de l'insertion de la feuille une branche qui se dirige dans celle-ci : les tissus corticaux et épidermiques de l'axe caulinaire se portent également sur le mamelon foliaire dont elles achèvent ainsi la constitution histologique (Sachs).

B. — *Développement de la Feuille.*

De nombreux mémoires, dont les principaux sont dus à MM. Steinheil, Mercklin, Trécul, Schacht, Wretschko (2), nous ont fait con-

(1) Je devrais être moins absolu dans cette généralisation si j'avais à retracer l'histoire de la fleur et non celle de la feuille.

(2) Steinheil, *Observations sur le mode d'accroissement des feuilles* (*Ann. des sc. nat.*, t. VIII, 1837, p. 257).

Mercklin. *Zur Entwickelungsgeschichte der Blattgestalten*, *Zina*, 1846.

Trécul, *Sur la formation des feuilles* (*Ann. des sc. nat.*, t. XX, 1853, p. 215).

Schacht, *Lehrbuch*, 1859, t. II, p. 104.

Wretschko, *Sitzungsberichte*, 1864, p. 257.

naître les différentes phases de l'évolution de la feuille. Je ne saurais entrer dans tous les détails que comporte le sujet, sous peine de dépasser les limites de cette Thèse; aussi me bornerai-je à rappeler qu'autrefois la plupart des botanistes pensaient que le sommet de la feuille demeurant inerte, c'était la base seule du mamelon qui grandissait et soulevait ainsi peu à peu le sommet du jeune organe (*formation basipète*); ils n'admettaient qu'à titre d'exception la *formation basifuge* dans laquelle c'est au sommet que se trouvent les parties en voie d'accroissement (1).

Lorsqu'on étudie selon quel mode apparaissent les dents des feuilles simples, on constate que tantôt elles se montrent selon le type basipète (Aune, Bouleau, Saule, Vigne, etc.), tantôt et plus rarement selon le type basifuge (Tilleul).

On retrouve également ces deux modes dans la formation des folioles des feuilles composées; ainsi dans beaucoup de Rosacées appartenant aux tribus des Rosées et des Sanguisorbées, la foliole impaire se constitue la première, puis les autres ne se forment que successivement et par conséquent selon le type basipète, tandis que dans les Rosacées-Spirées on constate que les folioles inférieures apparaissent les premières et fournissent ainsi un nouvel exemple de formation basifuge (2).

Lorsque les feuilles sont pourvues de stipules, celles-ci apparaissent de fort bonne heure et avant qu'on ait pu constater la formation des saillies qui seront les lobes ou les folioles (Trécul, Schacht). Il peut même arriver que certaines feuilles adultes ne montrent plus trace de stipules, tandis qu'au contraire elles en possédaient de bien développées dans leurs premiers âges (Duchartre, Krause, Norman). — La gaîne se forme toujours la première (Trécul).

A la suite des formations basipète et basifuge, on peut placer la *formation mixte* dans la quelle les lobes du limbe se constituent selon le mode centripète, et les ramifications de la nervure selon le mode basifuge ou réciproquement (Trécul), et la *formation parallèle* propre aux Monocotylédons (Trécul).

(1) Trécul, *loc. cit.*
(2) Duchartre, *loc. cit.*, p. 340-341.

Chacun sait que les racines et les tiges des plantes dicotylédones s'accroissent par l'intermédiaire d'une zone génératrice. Cave a pensé que l'accroissement des organes appendiculaires, dans le sens de l'épaisseur, se faisait d'une manière analogue; d'après lui, cette zone génératrice serait située entre la couche fibro-vasculaire et l'épiderme (1). Je cite seulement pour mémoire ces recherches d'un botaniste distingué, qu'une mort glorieuse a ravi trop tôt à la science.

Selon M. Casimir de Candolle, l'apparition des faisceaux est précédée de la formation d'un anneau de cambium (Juglandées, etc.), dans lequel ceux-ci se forment par intercalation successive, comme dans une tige. Tous les faisceaux de la jeune feuille sont répartis sur plusieurs rangs emboîtés les uns dans les autres; à mesure que le perenchyme s'étale dans le limbe ou s'épaissit dans le pétiole, ces rangs se rapprochent les uns des autres et finissent même par se confondre (2).

C. — *Mouvements des feuilles.*

Les feuilles de certaines plantes exécutent des mouvements dont on a distingué diverses sortes (sommeil, retournement, etc.); je me propose de rappeler dans ce chapitre les principaux traits de ces phénomènes, résumant surtout les travaux les plus récents dont ils ont été l'objet et renvoyant, pour les autres parties de leur histoire, aux Traités généraux de Botanique.

Sommeil des feuilles. — On en fait remonter la découverte au XVI[e] siècle, mais c'est réellement Linné qui l'étudia le premier d'une façon spéciale et suffisamment exacte, comparant les mouvements qu'exécutent les folioles des Légumineuses à l'approche de la nuit, au sommeil des animaux, rapprochement plus poétique que rigoureusement exact. Comme le fait justement remarquer M. le professeur Fée (3),

(1) Ch. Cave, *Annales des sciences naturelles*, 5[e] série, t. X, p. 123. — *Bulletin de la Société Botanique*, t. XVII, p. 271, séance du 8 juillet 1870.

(2) Casimir de Candolle, *Théorie de la Feuille*, in *Archives des sciences de la Bibliothèque universelle de Genève*, mai 1868.

(3) A. Fée, *Notice sur les plantes dites sommeillantes et en particulier sur le Porliera*

Linné croyant que les plantes entraient dans une période de repos, a cherché le mot qui rendait le mieux compte de ce phénomène ; mais ici le prolapsus n'est qu'apparent et c'est réellement par une action plus ou moins énergique que ces feuilles composées maintiennent leurs folioles en contact. Une ingénieuse expérience de Dassen permet d'apprécier même quelle est la puissance nécessaire pour produire cet effet : la force nécessaire pour amener les folioles de la Fève dans leur situation nocturne a été ainsi trouvée capable de faire équilibre à un poids de 16 centigrammes.

Les feuilles sommeillantes peuvent prendre, durant la nuit, des positions très-diverses (1); il en est qui se bornent à redresser leurs folioles (*Lotus*, *Lathyrus*, *Daubentonia*), d'autres qui les abaissent (*Glycyrrhiza*, *Gymnocladus*), d'autres enfin qui réunissent ces deux sortes de mouvements, leur pétiole commun s'élevant, tandis que leurs folioles s'abaissent (*Cassia*), ou réciproquement, etc.

D'une façon générale on remarque une grande fixité dans l'heure à laquelle les plantes entrent en sommeil (Fée).

Sommeil du Porliera hygrometrica. — Cette plante est une Rutacée zygophyllée du Pérou que Ruiz et Pavon avaient décrite comme très-hygroscopique et que les recherches de M. Fée ont montré être absolument insensible aux différences de l'état hygrométrique de l'air, mais parfaitement organisée pour l'accomplissement des phénomènes dits de sommeil. « Le mouvement qui fait « passer la plante de l'état de veille à ce nouvel état s'exécute sur « deux points : le pétiole commun entraîne d'abord la feuille tout « entière, puis les pétiolules agissent sur les folioles, mais non im- « médiatement. L'effet se continue, le pétiole se réfléchit de plus en « plus et s'applique contre le rameau, souvent comme s'il faisait « corps avec lui, et ce serait vainement qu'on tenterait de changer « cette situation. Les deux feuilles qui sont, comme on le sait, oppo- « sées, s'abaissant dans le même sens, occupent parallèlement chaque

hygrometrica (*Bull. soc. Bot. de France*, t. V, p. 451, *Session extraordinaire tenue à Strasbourg en juillet* 1858).

(1) Voy. le tableau donné par M. Duchartre, *loc. cit.*, p. 349.

« côté du rameau, tandis que les folioles fortement appliquées contre « le rachis, sont redressées et imbriquées très-intimement. La plante « qui prend alors un aspect bizarre, paraît dépouillée de feuilles et « ne montre plus que des rameaux disgracieusement contournés; cet « état persiste toute la nuit (1). »

Sommeil des feuilles des Marsilea et du Strephium. — La plupart des exemples de changements nocturnes des feuilles sont empruntés à des Phanérogames et presque constammment à des Dicotylédons. M. Ad. Brongniart a le premier décrit des phénomènes analogues dans les *Marsilea quadrifolia* et *M. pubescens* dont les folioles se redressent le soir et s'appliquent l'une contre l'autre, deux par deux, par leur face supérieure, « comme deux paires d'une feuille pinnée dont « les points d'insertion seraient très-rapprochés ».

Cet éminent observateur a fait connaître également le changement de position des feuilles du *Strephium guianense*, petite Graminée dont les chaumes grêles et courts s'étalent dans tous les sens et portent des feuilles distiques également espacées : « le limbe de la feuille, toujours « parfaitement plein, est dirigé dans le même sens que le chaume « pendant le jour, et, ce chaume étant étalé obliquement vers « l'extérieur de la touffe formée par leur réunion, la surface « supérieure de toutes les feuilles est en même temps dirigée dans « un même plan et vers le ciel. Le chaume, avec ses feuilles dis« tiques ressemble alors complétement à une feuille pinnée à folioles « alternes. »

« Cette position du limbe des feuilles résulte d'une légère torsion « de son bourrelet d'insertion : lorsque l'influence de l'obscurité com« mence à se manifester, il s'opère d'abord un mouvement qui fait « cesser cette torsion et ramène le limbe dans la position naturelle « de la plupart des feuilles, c'est-à-dire que la tige qui les porte est « placée dans un plan perpendiculaire à la surface du limbe. Celui-ci « se rapproche alors peu à peu de la tige, se redresse et s'applique « contre elle, de manière que lorsque ce mouvement est complet, la « face supérieure d'une feuille est exactement appliquée contre la face

(1) Fée, *loc. cit.*, p. 467-468.

« inférieure de la feuille placée au-dessus d'elle du même côté. Toutes « les feuilles s'imbriquent ainsi de bas en haut, et embrassent étroi- « tement entre elles la tige et les gaines qui les recouvrent. Telle est « la position que les feuilles affectent pendant la nuit (1). »

Mouvements propres des feuilles à l'état de sommeil. — En étudiant soigneusement le sommeil des feuilles de la Luzerne, MM. les Professeurs J. E. et G. Planchon ont constaté un phénomène très-curieux qui consiste dans un mouvement indépendant qu'exécute chaque foliole de cette plante sommeillante. Ses folioles sont nuit et jour en mouvement, sauf des repos dont la durée est variable; ces mouvements ne sont pas sensibles à l'œil mais se trahissent vite par le changement de position des folioles; ils ne sont d'ailleurs ni isochrones pour chaque foliole en particulier ni simultanés pour les diverses folioles d'une même feuille ou de feuilles différentes (2).

Causes du sommeil des feuilles (3). — Bien des explications, plus ou moins hypothétiques, ont été proposées, sans qu'aucune d'elles rende un compte bien exact de ce curieux phénomène : pour Bonnet, c'était sous l'influence de l'état hygroscopique de l'air que les plantes prenaient la position du sommeil; Hill et de Candolle l'attribuèrent à l'action de la lumière quoique plusieurs de leurs expériences soient peu concordantes avec une semblable opinion; reprenant cette idée, Hoffmann a pensé que le « sommeil » pouvait être produit seulement par certains rayons du spectre (le rayon rouge, entre autres). Ce même observateur, se basant sur l'ancienne théorie de Mustel, a cru pouvoir aussi admettre l'influence de la chaleur. En dernier lieu Ratchinsky et Julius Sachs semblent s'être approchés davantage de la vérité en demandant uniquement cette

(1) Ad. Brongniart, *Note sur le sommeil des Feuilles*, etc. (*Bull. soc. Bot. de France*, t. VII, p. 470, séance du 13 juillet 1860).

(2) J. E. et G. Planchon, *Bull. de la soc. Bot. de France*, t. V, p. 470. (*Session tenue à Strasbourg en juillet* 1858).

(3) Voy. à ce sujet et pour l'ensemble des recherches anatomiques appliquées à la détermination des causes du sommeil des plantes :

Ratchinsky, *Notice sur quelques mouvements opérés par les plantes sous l'influence de la lumière* (*Soc. des naturalistes de Moscou*, 1857, p. 221, etc.).

explication aux dispositions anatomiques; mais ici encore bien des difficultés subsistent et appellent de nouvelles recherches.

Mouvements de l'Hedysarum girans. — L'histoire du Sainfoin oscillant est trop connue pour que je la rapporte autrement que pour mémoire : on sait que cette curieuse Légumineuse, découverte dans l'Inde par Lady Murray, fut successivement décrite par Broussonnet, Pohl, Linné le fils et surtout par Sylvestre, Hallé et Cels, qui communiquèrent à la Société Philomatique, récemment fondée (1788), le résultat de leurs observations, montrant que la foliole impaire, très-sensible à l'influence lumineuse, s'abaisse dès que le ciel se couvre, tandis que les petites folioles latérales s'élèvent et s'abaissent alternativement.

Sylvestre, Hallé et Cels admettaient que les mouvements de ces folioles étaient d'autant plus intenses que l'air ambiant était à la fois plus chaud et plus humide. Sachs qui, dans ses recherches sur les mouvements des feuilles, a eu l'occasion d'examiner le Sainfoin oscillant, pense que la faculté motrice y est comprise entre certaines limites de température, de sorte qu'elle cesserait de se manifester lorsque l'air ambiant dépasse ces limites ou ne les atteint pas (1). Ce qui est certain, c'est la lenteur avec laquelle ces mouvements s'exécutent dans nos serres, tandis qu'aux Indes il suffit de deux minutes pour leur accomplissement.

Mouvements dus a des actions mécaniques. — *Retournement des feuilles.* — Les expériences déjà anciennes de Bonnet, ont montré que, lorsqu'on place une branche feuillée dans une position contraire à celle qui lui est naturelle, ses feuilles reprennent leur direction ordinaire, grâce à un mouvement de torsion ou d'incurvation dont le pétiole est seul le siége.

Le retournement des feuilles s'opère plus vite chez les plantes herbacées que dans les espèces ligneuses; l'action d'une vive lumière semble en hâter l'accomplissement d'une façon trés-notable (exp. de Bonnet sur l'*Atriplex*); le retournement s'opère d'autant plus lente-

(1) Sachs, *Die voruebergehenden Starre-Zustænde périodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane* (*Flora*, 1863, p. 449 et suiv.).

ment que la plante en expérience y a été déjà soumise plus souvent.

Mouvement du Dionæa muscipula. — Les feuilles, et surtout les jeunes feuilles de la Dionée Gobe-Mouche, présentent sur la ligne médiane de leur limbe bilobé une irritabilité telle que le contact d'un insecte suffit à rapprocher brusquement les lobes l'un de l'autre par un mouvement qui a pour résultat d'emprisonner l'animal, d'ailleurs retenu par les dents qui garnissent le bord des feuilles. Ellis et Curtis ont même prétendu que la Dionée saisissait ainsi volontairement les insectes pour s'en nourrir; hypothèse qui ne mérite même pas d'être discutée. D'après une communication qui vient d'être faite à la Société royale de Londres (novembre 1873), et que nous ne connaissons encore qu'imparfaitement, les mouvements si curieux de cette plante seraient accompagnés d'un dégagement d'électricité (?).

Mouvement des Drosera. — Ces mouvements présentent une certaine analogie avec les précédents, et ont été étudiés par divers botanistes, entre autres par MM. Trécul et Nitschke, qui sont arrivés à des résultats sensiblement différents; aussi crois-je devoir résumer en quelques mots leurs conclusions.

D'après M. Trécul, ces mouvements s'opéreraient ainsi : les feuilles, pendant leur développement, sont infléchies sur elles-mêmes ; les bords du limbe sont relevés vers la face supérieure et les poils sont infléchis vers le centre. A mesure que la feuille grandit, les limbes s'étalent et les poils se redressent successivement de la circonférence au centre. Si, avant ce redressement des poils, quelque insecte vient pomper le suc visqueux qui exsude de leurs glandes, il se glisse sous la voûte formée par leur inflexion et s'embarrasse de la mucosité qui le retient emprisonné. Plus tard, les poils incurvés se redressent les uns après les autres pendant l'accroissement de la feuille, les glandes mêmes se dessèchent, mais le malencontreux insecte a succombé déjà avant le redressement complet de ces poils (1).

Le mémoire de M. Nitschke se termine par les conclusions suivantes qu'on peut rapprocher des recherches anciennes de Roth :

(1) Trécul, *Note sur les poils glanduleux du Drosera rotundifolia* (*Bull. soc. Bot. de France*, t. II, p. 368, séance du 11 mai 1855).

1° les feuilles du *Drosera rotundifolia* possèdent une irritabilité lente, mais clairement manifestée par les mouvements des parties de la feuille; 2° cette irritabilité peut être mise en jeu par les corps solides de toute espèce et par les acides minéraux étendus; 3° les poils et la surface foliaire manifestent l'irritation subie par eux en se portant vers le corps étranger qui la détermine; 4° les feuilles vieilles et celles qui ne sont pas encore bien développées ne sont pas irritables et ne sécrètent pas; 5° la chaleur augmente la sensibilité à l'irritation; 6° les mouvements du *Drosera* s'opèrent également sous l'eau; 7° cette plante ne montre pas de mouvement de sommeil (1).

Mouvements de la Sensitive. — La Sensitive, dont les mouvements sont si universellement connus que je pourrais me borner à les indiquer, est une plante sommeillante dont les feuilles prennent d'elles-mêmes, sous l'influence d'une cause quelconque d'irritation, la position qu'elles occupent durant leur état de sommeil: les pétioles secondaires de cette Légumineuse s'abaissent alors et rapprochent les folioles qu'ils portent de façon à ce que leurs faces supérieures soient exactement appliquées. Il y a donc là une sorte de mouvement de charnière, dont le siége est constamment dans les renflements situés à la base des pétioles et des folioles.

Un choc violent fait fermer aussitôt toutes les folioles, une irritation modérée amène simplement le rapprochement de quelques-unes d'entre elles, le mouvement se propageant toujours de bas en haut, ainsi que le montrent toutes les expériences (2).

Lorsque la cause d'irritation a cessé de s'exercer, la plante reprend la position normale et diurne qu'on lui connaît. On constate en outre que la Sensitive semble s'habituer à l'irritation, et qu'il y a comme une sorte d'accommodation à cet état lorsqu'il persiste durant un temps suffisant (Expériences de Desfontaines).

Ces mouvements s'opèrent avec la plus grande vivacité lorsque la

(1) Nitscke, *Ueber die Reizbarket der Blaetter von Drosera rotundifolia* (*Bot. Zeit.*, n° 26, 27, 28, 1860).

(2) Voy. Duchartre, *loc. cit.*, p. 361.

plante est soumise à un brusque changement de température. — Sous une température de 15 à 20°, la Sensitive n'opère plus ses mouvements qu'avec une grande lenteur (Martius et Meyen). — Lorsqu'on soumet la plante à une forte chaleur, en concentrant, par exemple, sur les folioles supérieures les rayons solaires au moyen d'une puissante lentille, on constate que les folioles voisines se ferment non-seulement dans la même feuille, mais encore dans les feuilles voisines (1). — Un grand nombre d'expériences ont été instituées pour observer l'action des acides et des alcalis sur cette curieuse plante, toutes ont montré que l'effet produit était très-comparable à celui que déterminent la cautérisation par le feu et le traumatisme (2). — Pour la Sensitive comme pour la Diosnée, le Drosera, etc., on constate que les mouvements sont favorisés par une chaleur humide et qu'ils s'opèrent d'autant plus aisément que la plante est plus jeune, quoique bien développée déjà. — Les courants électriques intermittents ont paru constamment les activer.

Dutrochet s'est occupé à plusieurs reprises des mouvements de la Sensitive, et parmi les résultats de ses expériences, je citerai ceux qui lui ont fait penser que l'irritation se propageait au moyen du corps ligneux, de telle sorte que celui-ci se trouvant mis à nu, si l'on vient à l'inciser ou à le piquer, on observerait immédiatement la fermeture des feuilles. Cet ingénieux observateur admettait également, comme causes de ces mouvements, des phénomènes de tension qui semblent avoir une importance plus réelle (3). — Cette idée de la turgescence des tissus semble aussi avoir été celle de Dassen, qui pensait que la Sensitive possède, dans ses parties appendiculaires, un véritable tissu érectile se gonflant sous l'influence de la séve, comme se distend le tissu des corps caverneux lors de l'afflux du sang.

Meyen, Brucke et Sachs se sont successivement occupés de la structure des renflements moteurs et se sont trouvés conduits à des résul-

(1) Meyen, *Pflanzen. Physiol.*, t. III, p. 524 et suiv.

(2) Voy., pour le détail de ces expériences et l'historique de la question, le travail de Runge dans les *Annales de Poggendorf*, t. XXV.

(3) Dutrochet, *Mémoires sur le sommeil et le réveil des plantes, sur l'excitabilité végétale*, etc.

tats sensiblement comparables (1) : le renflement est recouvert d'un épiderme dépourvu de stomates ; au-dessous se trouve la zone extérieure du parenchyme formée de cellules assez étroitement rapprochées pour ne laisser entre elles que de petits méats et contenant des gouttelettes d'huile ; en dedans se voit la zone interne du parenchyme, formée de cellules lâchement unies, et enfin le système fibro-vasculaire présentant des faisceaux disposés en séries radiaires et entourant une masse centrale composée de cellules allongées. — Ces recherches, et en particulier celles de Brücke, ont montré que, contrairement aux idées de Dutrochet, le système fibro-vasculaire ne prenait aucune part active à la manifestation de ces mouvements dont il faut rechercher l'origine dans la zone parenchymateuse externe.

Ce même observateur ayant varié diversement ses expériences, fut conduit à admettre que les deux moitiés du renflement moteur, presque entièrement constitué par ce parenchyme, agissent comme deux ressorts antagonistes, l'un supérieur, l'autre inférieur. Lorsqu'on irrite une feuille de *Mimosa*, ce dernier perd une partie de sa puissance, et le ressort supérieur n'étant plus équilibré par une force assignée en sens contraire, rejette en bas le pétiole commun. Adoptant ces conclusions, Julius Sachs a cherché à déterminer les causes capables d'amener ce relâchement momentané du ressort inférieur, et il a pensé que ce prolapsus était produit par une diffusion des liquides intérieurs, qui, abandonnant cette portion du parenchyme, se porteraient dans les parties voisines de la tige (2).

L'étude de ces curieux mouvements de la Sensitive a été reprise plus récemment par M. le Professeur Bert, qui a fait simultanément usage des deux méthodes employées précédemment par Dutrochet et par Le Clerc, savoir, la méthode par section latérale des renflements

(1) Meyen, *op. cit.*, p. 532 et suiv.
Brucke, *Ueber dei Beweg. der Mimosa pudica*, in *Muller's Archiv.*, 1848, p. 434, etc.

(2) Sachs, *Handbuch der Exper.-Phys. der Pflanzer*, p. 481. — Selon M. Millardet, l'augmentation et la diminution de tension a lieu en même temps dans les moitiés supérieure et inférieure du renflement moteur, mais le changement est toujours plus grand dans la moitié inférieure (Millardet, *Nouvelles recherches sur la périodicité de la tension ; Thèse inaugurale à la Faculté de médecine de Strasbourg*, avril 1869).

moteurs et la méthode par emploi des anesthésiques, méthodes qui, entre les mains du savant professeur de la Sorbonne, ont conduit à des résultats bien plus précis que ceux obtenus précédemment; aussi crois-je devoir rapporter ici les principales conclusions du mémoire de M. P. Bert :

1° Les pétioles primaires de la Sensitive, après s'être abaissés dans les premières heures de la nuit, se relèvent avant le jour bien au-dessus du niveau qu'ils conserveront pendant la période diurne, celle-ci étant, contrairement à ce qu'on enseigne d'ordinaire, caractérisée plutôt par l'abaissement que par l'élévation des pétioles primaires.

2° Les renflements moteurs, situés à la base des pétioles et des folioles, peuvent être considérés comme composés de ressorts faisant effort pour pousser la partie qu'ils meuvent du côté opposé à celui qu'ils occupent (Lindley, Dutrochet)... Dans les pétioles primaires, la valeur du ressort supérieur est à celle du ressort inférieur, dans l'état diurne, environ comme 1:3.

3° Le mouvement provoqué a lieu par suite d'une perte d'énergie de l'un des ressorts, celle du ressort antagoniste n'étant nullement augmentée, et peut-être même un peu diminuée.

4° Il n'existe aucun tissu contractile déterminant le mouvement provoqué.

5° Les mouvements nocturnes ont lieu par suite d'une augmeutation de tension des renflements moteurs. Dans les pétioles primaires, le ressort supérieur augmente d'énergie pendant la nuit; le ressort inférieur, après avoir un peu diminué, augmente aussi consécutivement : de la puissance réciproque de ces deux ressorts dépend la position du pétiole aux divers instants de la nuit.

6° Les mouvements rapides provoqués par une excitation, et les mouvements lents spontanés qui constituent l'oscillation quotidienne, sont donc des phénomènes d'ordre tout à fait différent. L'éther les sépare les uns des autres, abolissant les mouvements provocables, respectant les mouvements spontanés.

7° Ceux-ci reconnaissent pour phénomène antérieur une modifica-

tion dans l'afflux du liquide que contient le parenchyme des renflements. Les autres n'ont pu être encore ramenés à une cause prochaine.

8° La Sensitive se rapproche des êtres animés par la présence d'éléments qui transmettent les excitations et déterminent les mouvements (transmissibilité, excitabilité motrice), et par ce fait que l'excitabilité n'appartient chez elle qu'aux éléments doués de motricité ou de transmissibilité.

9° Elle s'en éloigne par l'absence d'éléments contractiles et par les rapports anatomiques et fonctionnels directs qu'affectent ses éléments excitables, transmetteurs et excitateurs, avec ses éléments moteurs (1).

Dans une nouvelle série d'expériences, M. Bert a placé des pieds de Sensitive dans sept lanternes fermées par des vitres colorées dont il avait déterminé la valeur au moyen du prisme. Cinq jeunes Sensitives furent placées dans chacune de ces lanternes qui demeurèrent constamment dans une serre chaude. Au bout de quelques heures, les plantes n'avaient plus toutes le même aspect : les vertes (placées dans la lanterne verte), jaunes et rouges, avaient les pétioles dressés, les folioles relevées ; les bleues et violettes, au contraire, avaient les pétioles presque horizontaux et les folioles étalées. L'expérience ayant commencé le 12 octobre 1869, on constata que le 19 les Sensitives noires étaient déjà peu sensibles, le 24 elles étaient mortes. Ce même jour (24) les Sensitives vertes étaient peu sensibles, le 28 elles étaient mortes. A ce moment, les plantes des autres lanternes étaient parfaitement vivantes et sensibles, mais il était facile de remarquer entre elles une grande inégalité de développement. Les blanches avaient beaucoup poussé, les rouges moins, les jaunes un peu moins encore ; les violettes et les bleues ne semblaient pas avoir grandi du tout.

Le 28 octobre, on transporta dans la lanterne verte les Sensitives vigoureuses de la lanterne blanche ; le 5 novembre, elles étaient très-

(1) P. Bert, *Recherches sur les mouvements de la Sensitive* (*Mémoires de la Société des sciences physiques et naturelles de Bordeaux*, 1866, 3e cahier).

peu sensibles ; le 9, la sensibilité avait presque complétement disparu ; le 14, toutes ces plantes étaient mortes (1).

D. — *Chute de la Feuille.*

Je ne crois pas nécessaire, dans un travail du genre de celui-ci, d'insister sur la durée des feuilles et de rappeler ce que sont les feuilles tombantes, caduques et persistantes dont la description se trouve dans tous les ouvrages classiques ; aussi aborderai-je immédiatement l'étude de la chute des feuilles (2), étude qui s'est enrichie de nombreux travaux publiés depuis quinze ou vingt ans.

Dans les Palmiers, les feuilles se désorganisent sur place et ne tombent que par lambeaux à mesure que leur destruction fait de nouveaux progrès (*feuilles continues*), mais dans la plupart des autres Phanérogames, il y a chute véritable produite par une sorte de désarticulation séparant la base et le coussinet (3) qui la porte (*feuilles articulées*). C'est uniquement dans ces dernières que le mécanisme de la chute mérite d'être étudié, et ce sont elles, en effet, qui ont été l'objet des travaux que je vais rappeler sommairement.

Duhamel pensait que la feuille tombait par suite de la désorganisation des faisceaux vasculaires qui la font communiquer avec la tige.

Murray admettait que le bourgeon axillaire agissait comme une sorte de tumeur qui, comprimant ces mêmes faisceaux, arrêtait le cours de la séve et faisait ainsi tomber la feuille. Je laisse de côté quelques idées tout aussi peu confirmées pour arriver à l'époque moderne, durant laquelle les physiologistes ont uniquement et justement recherché la cause de ce phénomène dans les dispositions anatomiques.

(1) P. Bert, *Influence de la lumière verte sur la Sensitive* (*Comptes rendus*, t. LXX, p. 338-339).

(2) Il est inutile de rappeler ici les différences produites sur ce phénomène par la diversité des climats. (Voy. Duchartre *op. cit.*, p. 343.)

(3) Ruellius paraît être le premier qui, en 1536, ait mentionné le coussinet sous le nom de *pulvinus* (Voy. Clos, *Du Coussinet et des nœuds vitaux dans les plantes, spécialement dans les Cactées; Acad. des sc. de Toulouse*, 5e série, t. IV, 1860, p. 324).

D'après Link (1), le tissu cellulaire aurait constamment présenté un plan de cellules dirigé d'une façon toute spéciale au point où la feuille doit se détacher, généralisation trop rapide de faits d'ailleurs assez exactement observés.

De Candolle semble avoir eu une idée peu différente de la précédente : il admettait un plan cellulaire particulier se desséchant de façon à déterminer la rupture des fibres (2).

Pour Schacht, il y aura production d'une couche de tissu subéreux qui se forme peu à peu dans l'articulation et rend impossible le passage de la séve de la tige à la feuille (3).

Mettenius, dont les observations furent plus exactes que celles de ses devanciers, constata que, dans les Fougères qui perdent leurs feuilles et dans les Dicotylédons, cette chute est préparée et rendue possible par la mortification d'une couche de parenchyme à parois délicates qui se produit entre le coussinet foliaire et le pétiole (4).

Ces résultats furent confirmés par H. von Mohl, qui consacra à ce sujet deux longs mémoires (5). D'après cet auteur, tandis que le limbe et le pétiole se dessèchent, la portion inférieure du coussinet adjacente à la ligne où se fera la séparation ne participe pas à cette dessiccation ; d'où il résulte que la fente qui détermine la chute de la feuille ne se fait pas entre une partie plus ou moins sèche et une pleine de sucs, mais au milieu d'un tissu uniformément turgescent. En travers de ce renflement se trouve une couche cellulaire mince qui mérite une attention toute particulière : dans une feuille qui tombera bientôt, mais qui cependant ne présente pas encore de rupture à sa base, cette couche, examinée sur une section longitudinale, paraît plus transparente que le reste du tissu, ses méats contenant moins d'air, et dans ses cellules se trouvent des granules amylacés qui manquent dans les autres éléments du renflement ; celles-ci contiennent

(1) Link, *Bemerk. und Zusaetse zu Sprengel's Werk*, etc., p. 51.

(2) A. P. de Candolle, *Organographie végétale*, t. I, p. 133.

(3) Schacht, *Anat. und Physiol.*, t. II, p. 136.

(4) Mettenius, *Felices horti bot. Lips.*, p. 18.

(5) H. von Mohl, *Uuber die anatomischen Verænderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blætter berbeiführen* (*Bot. Zeit.*, 1860, p. 1, etc.). — Id., *Ueber der Ablæsungprocess saftiger Pflanzenorgane* (*Bot. Zeit.*, 1860, p. 273, etc.)

de plus des matières albuminoïdes, mucilagineuses. A ces divers caractères on reconnaît déjà un tissu dans lequel, l'observation le montre d'ailleurs, de nouvelles cellules se multiplient. Lorsque la fente qui détermine la chute de la feuille a pénétré plus ou moins profondément dans le renflement pétiolaire, on constate qu'elle est due à la dissociation de ces mêmes cellules, sans rupture de parois; aussi Mohl nomme-t-il cette assise *couche de séparation.* — Les faisceaux vasculaires ne participent pas aux changements que subit le renflement du pétiole : la fente qui détache les feuilles les rompt mécaniquement après qu'elle s'est étendue à travers le tissu cellulaire (Mohl).

Souvent aussi, comme l'avait vu Schacht, une assise de périderme s'étend sous la couche séparatrice entre l'écorce de la tige et la feuille; mais Schacht a eu tort de généraliser l'existence de ce tissu et d'y voir la seule cause essentielle de la chute des feuilles, car le nombre des plantes dans lesquelles Mohl en a constaté la présence est à peu près égal à celui des espèces qui ne lui ont rien offert de semblable.

A la suite des recherches de Mohl, la science possédait les notions fondamentales relatives à la chute des feuilles; aussi n'a-t-il plus été publié sur ce sujet qu'un bien petit nombre de travaux, parmi lesquels je me borne à signaler ceux de Mac Nab et de Ledeganck.

Pour le premier de ces observateurs, le coussinet ou *phylloblastème* comprend deux parties distinctes, l'*épiphylle* et l'*hypophylle.* L'épiphylle est plus éloigné de l'axe et se développe plus que l'hypophylle et plus rapidement que lui; c'est toujours entre ces deux parties que s'opère la séparation (1).

Revenant aux idées de Schacht, Ledeganck pense que c'est à l'accroissement du tissu péridermique qu'il convient de rapporter la cause de la chute des feuilles; le tissu nouveau, soit qu'il se forme sur place, soit qu'il se dépose dans des cellules déjà formées, détermine la mort des autres tissus qu'il isole en les privant de l'afflux des sucs nourriciers. La présence de ces tissus nouveaux ne serait d'ailleurs,

(1) Mac Nab, *On the parts involved in the process of the defoliation* (*Transactions of the Bot. Soc. of Edinburg*, 1866, p. 381).

selon cet auteur, que la cause prédisposante du phénomène dont il faudrait rechercher la cause efficiente dans l'action du froid. Le tissu de la base du pétiole, spongieux, aéré et élastique, se resserre à un degré bien plus considérable que celui du coussinet, qui présente des caractères physiques opposés et dont le changement de volume sera à peine appréciable. Au-dessus de + 4°, il se produit un mouvement en sens contraire par suite de la dilatation du parenchyme du coussinet, dense, succulent et plein de liquide, en opposition avec la contraction toujours croissante du parenchyme spongieux du pétiole.—Enfin, à la première congélation, l'expansion qui accompagne la solidification des tissus est telle que la rupture se fait en masse (1).

Ces observations intéressantes de Ledeganck m'ont paru mériter d'être citées avec quelques détails, mais elles n'infirment guère les recherches de Mohl, auxquelles il faudra toujours recourir pour l'explication de ces phénomènes.

CHAPITRE II.

DU RÔLE DE LA FEUILLE DANS LA NUTRITION GÉNÉRALE.

La feuille concourt à assurer l'existence de la plante entière, avec une telle activité et d'une façon tellement immédiate, que les botanistes et les physiologistes ont dû naturellement consacrer à l'étude des fonctions de cet organe une longue série de recherches, dont les résultats fort intéressants sont parfois assez peu comparables entre eux, de telle sorte que c'est une tâche difficile que de résumer d'une

(1) Ledeganck, *Recherches histo-chimiques sur la chute automnale des feuilles* (*Bull. de la Soc. Bot. de Belgique*, t. X, n° 3, p. 133. — *Bull. de la Soc. Bot. de France*, t. XIX, 1872, p. 222).

façon générale et cependant suffisante, les données acquises actuellement à la science sur ces importantes questions.

Sans entrer ici dans les détails de l'étude des sucs nourriciers considérés dans leur origine et leur composition, je rappellerai que la séve brute, absorbée par les racines, chemine par les éléments du corps ligneux jusqu'aux feuilles dans lesquelles elle se trouve distribuée dans toute l'étendue de l'organe, grâce aux vaisseaux et aux cellules allongées des nervures. Elle y perd une grande partie de son eau et s'y trouve soumise à des phénomènes respiratoires sous l'influence desquels elle se trouve profondément modifiée, y prenant les caractères qu'on connaît à la séve descendante. Indiquer le rôle physiologique de la feuille, c'est donc aussi exposer en partie le mécanisme des phénomènes de respiration et de transpiration, ce que je vais tenter de faire, d'une façon nécessairement très-résumée.

A. — *Phénomènes de transpiration.*

On peut définir la transpiration : l'ensemble des actes par lesquels les organes foliacés laissent échapper une quantité plus ou moins considérable de vapeur d'eau (1).

A la vérité, cette fonction n'est pas absolument limitée à la feuille, mais il faut remarquer que la présence d'une cuticule grasse ou cireuse, d'un périderme ou d'une couche d'air adhérente rend la plupart des autres organes souvent inaptes à la remplir. D'autre part,

(1) Parmi les nombreux travaux relatifs à la transpiration, je citerai :
Mariotte, *De la végétation des plantes* (*Essais de physique*, t, I, p. 98, 1679).
Guettard, in *Mémoires de l'Acad. des sciences*, 1748, 1749.
Hales, *Statical Essays*, 1726.
Bonnet, *Usages des feuilles*, C. V.
Senebier, *Physiologie végétale*, t. IV, C. VI.
Unger, *Anatomie und Physiologie der Pflanzen*, 1855.
Duchartre, *Observations sur la transpiration des plantes pendant la nuit* (*Bull. de la Soc. Bot. de France*, t. IV, p. 1024, séance du 18 décembre 1857).
Id., *Recherches sur la transpiration des plantes dans les milieux humides* (*Bull. de la Soc. Bot. de France*, t. V, p. 105, séance du 12 février 1858).
Voy. aussi les traités généraux de Dutrochet, Meyen, de Candolle, Duchartre, Sachs, etc.

le nombre considérable des stomates, des méats, des lacunes intercellulaires qu'on trouve dans la feuille augmente encore la transpiration dont elle est le siége. Les nervures se ramifient et s'anastomosent à l'infini autour de ces petites cavités, y amenant constamment une sève aqueuse qui fournit les éléments de la transpiration, soit que les actions osmotiques agissent seules, soit peut-être aussi grâce à un transport direct à travers les parois des cellules, opinion que J. Sachs semble porté à admettre en considérant la rapidité avec laquelle les phénomènes s'exécutent.

Je simplifie à dessein l'exposé de ces conditions générales de la transpiration, mais, dans la crainte de faire naître ainsi quelque supposition erronée, je me hâte d'ajouter que ce phénomène n'est pas absolument comparable à une simple évaporation ; une quantité appréciable de matière organique sort en effet de la plante par suite de cette action (1), et Hugo von Mohl a montré que la cellule dont on altère les conditions biologiques générales transpire dès lors d'une façon moins active qu'auparavant.

On admet qu'une feuille transpire d'autant plus vite qu'elle est plus étendue et que la surface, le poids et le volume de différentes feuilles étant sensiblement égaux, la transpiration pourra varier très-notablement dans deux espèces d'un même genre. — Ce que j'ai dit plus haut des conditions anatomiques explique comment une feuille membraneuse et croissant rapidement aura une transpiration plus active qu'une feuille coriace, etc. — Les feuilles incomplétement développées et celles qui sont trop vieilles semblent moins actives que les feuilles prises à l'âge adulte, si je puis m'exprimer ainsi ; néanmoins les différents observateurs ne sont pas d'accord sur ce point.

Bonnet (2) a montré que l'énergie de la respiration est très-différente aux deux faces de la feuille ou, d'une manière plus précise, qu'elle varie selon l'abondance des stomates ; Unger et M. Gar-

(1) Duchartre, *Éléments de Botanique*, p. 736.
(2) Bonnet, *loc. cit.*, p. 334.

reau (1) ont prouvé en partie la justesse des conclusions de Bonnet, et établi que le nombre, la forme et la grandeur de ces orifices exerçaient une grande influence sur l'acte dont il s'agit, sans qu'ils soient pourtant indispensables à son accomplissement. Ainsi, par exemple, dans le *Canna æthiopica*, la face supérieure, étant dépourvue de stomates, transpire cependant $\frac{1}{7}$ de la quantité exhalée par la face inférieure et stomatifère ; dans le *Tilia europæa*, la différence est même beaucoup moins prononcée, la face supérieure et privée de stomates exhalant une quantité d'eau égale aux $\frac{2}{5}$ de celle qui se trouve rejetée par la face inférieure (Garreau).

Lorsque les deux faces de la feuille possèdent des stomates, on constate même assez généralement qu'il n'y a pas concordance absolue entre le nombre des stomates et l'intensité de la transpiration ; j'emprunte au mémoire de M. Garreau quelques exemples capables de bien montrer cette relation :

		Nombre proportionnel de stomates par face.	Quantité proportionnelle d'eau transpirée.
Atropa Belladona. . . .	Face supérieure	10	48
	— inférieure.	55	60
Nicotiana rustica. . . .	— supérieure..	15	57
	— inférieure.	20	80
Dahlia variabilis. . . .	— supérieure.	22	50
	— inférieure.	30	100

Ainsi le Dahlia, bien que possédant beaucoup moins de stomates que la Belladone, a cependant une transpiration bien plus active, etc.

Influence des conditions extérieures. — L'état hygroscopique de l'air est une puissante cause de variation dans la quantité d'eau émise par la plante, celle-ci diminuant à mesure qu'on s'approche du point de saturation et augmentant dès que l'atmosphère se dessèche. Sachs a relevé un certain nombre de cas dans lesquels la plante transpirait dans une atmosphère saturée, sa chaleur interne étant supérieure à

(1) Unger, *loc. cit.*, p. 334.
Garreau, *Recherches sur l'absorption et l'exhalation des surfaces aériennes des plantes* (*Ann. des sc. nat.*, 3e série, t. XIII, 1850).

celle de l'air ambiant (1). — Cette question de la transpiration dans les milieux humides a, d'ailleurs, été reprise par M. Duchartre (*loc. cit.*), dont je résume ici les conclusions :

1° Une atmosphère fortement chargée, saturée même d'humidité, n'arrête pas la transpiration des plantes.

2° L'accomplissement de ce phénomène peut également avoir lieu malgré leur immersion dans l'eau.

3° Dans l'un et l'autre cas, la transpiration présente une différence marquée sous le rapport des diminutions de poids qu'elle amène pendant le jour et pendant la nuit.

4° En général, elle paraît ressentir, à un certain degré, dans ces conditions exceptionnelles, les principales influences qui déterminent ses plus grandes variations dans les circonstances normales.

5° Dans le cas d'immersion dans l'eau, les plantes vivantes, entières, ayant leurs racines dans la terre, se comportent d'une manière opposée à ce qu'on observe pour des branches, rameaux ou feuilles détachés : les plantes vivantes transpirent, et par suite diminuent de poids ; leurs portions coupées absorbent du liquide, et par suite augmentent de poids.

La transpiration augmente lorsque la température s'élève, et diminue au contraire lorsqu'elle s'abaisse.

L'influence de la lumière est considérable, mais aucune des observations acquises à la science ne nous permet de dire exactement si elle agit par elle-même ou par une élévation concomitante de température ; néanmoins on admet, depuis Guettard, que l'obscurité amoindrit considérablement la transpiration, tandis qu'une vive lumière augmente beaucoup son intensité.

Hales pensait que la transpiration était très-minime pendant la nuit (2), Treviranus et de Candolle niaient qu'elle s'exerçât dans ces conditions (3) ; M. Duchartre (*loc. cit.*) a repris l'étude de cette phase

(1) Sachs, *Eine Methode die Quantitaten der vegetab. Eigenwarme zur bestimmen* (*Sitzungsber. der Kais Akad. der Wiss. Wien*, 1857, t. XXVI, p. 326).

(2) Hales, *Statique des végétaux*, p. 4 (traduction de Buffon).

(3) Treviranus, *Physiologie der Gewœchse*, t. I, p. 488.
De Candolle, *Physiologie végétale*, t. I, p. 112.

de la transpiration, a montré qu'elle persistait alors malgré le dépôt de rosée sur les feuilles, tout en diminuant d'ailleurs d'autant plus notablement que celle-ci se dépose en plus grande quantité.

Enfin, d'après plusieurs auteurs, l'émission de vapeur d'eau serait d'autant plus active que l'atmosphère ambiante est elle-même plus agitée.

Quantité d'eau transpirée. — Mariotte (*loc. cit.*) paraît être le premier qui ait cherché à apprécier la quantité d'eau ainsi émise par les feuilles : il plaça une branche chargée de ses feuilles dans un ballon de verre, et rassemblant l'eau qui s'était condensée sur les parois du récipient, il constata qu'il y en avait deux cuillerées. Les expériences de Guettard ayant été entreprises selon cette même méthode, trop peu rigoureuse, je les laisse de côté pour arriver immédiatement à celles de Hales.

Cet observateur plaça un Soleil (*Helianthus annuus*) de 3 pieds de hauteur dans un vase qu'il recouvrit d'une lame de plomb, puis il cimenta toutes les jointures, ne laissant d'autre ouverture qu'un tube étroit et long de 9 pouces ; il pesa la plante matin et soir durant quinze jours, et constata que l'évaporation moyenne représentait 20 onces par jour. Un Chou de moyenne grosseur perdit, dans les mêmes circonstances, 19 onces. « Des calculs assez compliqués con-« duisirent Hales à admettre que cette exhalation du Soleil ou du Chou « est, à surface égale, dix-sept fois plus grande que celle que le corps « de l'Homme éprouve par la transpiration insensible (1). » Ces chiffres montrent avec quelle intensité s'exercent les phénomènes de transpiration et quelle énorme quantité d'eau ils jettent dans l'atmosphère ambiante.

Différences quantitatives entre la transpiration et l'évaporation d'une masse d'eau. — On doit à Unger d'intéressantes expériences capables de permettre la comparaison de la quantité de vapeur émise par une surface donnée de feuille, avec celle que produirait l'évaporation d'une masse d'eau sur une étendue égale. Selon cet observateur (2),

(1) De Candolle, *Physiologie végétale*, t. I, p. 108.
(2) Unger, *Anat. und Phys. der Pflanz.*, p. 332-333.

la couche d'eau qui, pendant l'unité de temps, s'évapore à l'air libre, est plus épaisse que celle qui s'échappe d'une feuille et souvent cinq ou six fois plus considérable. Julius Sachs est arrivé à des conclusions analogues.

Effet des conditions générales de la circulation sur l'intensité de la transpiration. — Les racines, le corps ligneux et les feuilles concourant à la fois aux apports de séves destinés à fournir les éléments de la transpiration, trois cas peuvent se présenter :

1° Les racines tirent du sol autant d'eau que les feuilles en expulsent. Si les feuilles et les racines fonctionnent énergiquement, un volume d'eau considérable traversera le corps ligneux ; si, au contraire, la transpiration est peu active, la circulation ne sera que médiocrement rapide.

2° Les racines absorbent plus d'eau qu'il ne s'en échappe par les surfaces foliaires. Ce fait est très-général. On l'observe surtout au printemps chez les plantes ligneuses dont les feuilles ne sont pas encore développées. Sous l'influence de cette grande activité des racines, les tissus se gorgeront d'eau, et si quelque point de la surface foliaire est incapable de résister plus longtemps à cette tension, la séve s'en échappera et les racines agiront de nouveau. On se trouvera dans le cas d'une tige coupée. Si le volume du corps ligneux est faible, il se trouvera bientôt saturé, et la séve pourra sortir goutte à goutte comme on le voit dans beaucoup d'herbes sur lesquelles, lorsque vers le soir l'air se rafraîchit, on voit apparaître de petites gouttelettes d'eau sur le bord des feuilles ; c'est, en effet, le moment où la transpiration a atteint son minimum, tandis que le sol, encore chaud, favorise l'absorption de l'eau par les racines. Pendant le jour, ces gouttelettes disparaissent, la transpiration atteint son maximum et consomme souvent plus d'eau que n'en peuvent fournir les racines ; le corps ligneux s'épuise, et finalement les cellules du parenchyme qui transpire se vident en partie et les feuilles se fanent (Sachs).

3° Les racines fournissent une quantité d'eau inférieure à celle qui est rejetée par les feuilles : le bois d'abord, puis les feuilles, perdent leur turgescence et celles-ci se fanent ; ceci ne s'observe guère que

chez les espèces herbacées, car lorsque le corps ligneux est suffisamment développé, il peut être considéré comme un réservoir dont le débit compense ces différences entre l'apport des racines et la dépense des feuilles.

Feuilles fanées. — D'après M. Duchartre (1), la feuille pourra se trouver fanée sous l'influence des deux causes suivantes :

1° Les racines se trouvent dans les conditions les plus favorables à l'absorption, mais la transpiration est si forte que l'eau du sol, quelque rapidement qu'elle arrive, n'y suffit pas.

2° La transpiration est normale ou même plutôt faible, mais ce sont les racines qui ne trouvent pas, dans le sol desséché, une humidité suffisante. Ce dernier mode de fanaison, conséquence de la sécheresse de la terre, est de beaucoup le plus fréquent.

B. — *Phènomènes de respiration.*

Le rôle physiologique de la feuille ne consiste pas seulement dans l'exhalation de vapeur d'eau dont je viens de retracer les principales particularités; c'est encore à cet organe qu'est dévolu le soin d'assurer les échanges gazeux qui s'établissent entre la plante et le milieu extérieur, échanges dont on regarde l'ensemble comme constituant les phénomènes de la respiration végétale. J'aurai bientôt à dire ce qu'il faut penser de cette définition et, la conservant ici pour plus de simplicité, je résumerai successivement les phénomènes suivants :

1° Respiration des feuilles pendant le jour { au soleil, à l'ombre.

2° Respiration des feuilles à l'obscurité.

(1) Duchartre, *Observations sur la fanaison des plantes et sur les causes qui la déterminent* (*Bull. Soc. Bot. de France*, t. IV, p. 112, séance du 13 février 1857).

I. Respiration des feuilles pendant le jour.

a. Au soleil.

Depuis une époque déjà éloignée, les naturalistes et les physiologistes ont soupçonné le rôle considérable des feuilles dans la respiration végétale et, sans remonter au delà du xviii[e] siècle, nous lisons dans la *Statique* de Hales : « Les particules dont les feuilles se saisissent sont, sans doute, les matériaux dont les principes les plus « subtils et les plus raffinés des végétaux sont formés ; car l'air, ce « fluide délié, est bien plus propre à servir de milieu et de moyens « pour combiner et préparer les principes les plus relevés des végétaux, que l'eau, ce fluide grossier qui n'est que la partie inactive « de la séve.... Nous pouvons donc raisonnablement assurer aujourd'hui ce qui avait été soupçonné longtemps auparavant, savoir que « les feuilles servent aux végétaux comme les poumons aux animaux (1). »

Bientôt après, cette théorie se trouva appuyée par des expériences dues à Bonnet ; cet observateur constata, en effet, que des feuilles placées dans l'eau de source se couvraient de nombreuses bulles de gaz durant le jour. Après le coucher du soleil, ces bulles disparurent ; Bonnet n'en vit également aucune lorsque les feuilles furent placées dans de l'eau bouillie. Tout d'abord, cet ingénieux physiologiste crut pouvoir admettre que ces bulles provenaient de la plante, mais bientôt, rejetant cette idée qui était l'expression de la vérité, il écrivit que ces bulles gazeuses étaient simplement séparées de l'eau par les feuilles (2).

Cette erreur ne fut réfutée que vingt ans plus tard par Priestley (1772), qui montra que le gaz dégagé sortait réellement des feuilles et présentait toutes les propriétés de l'air déphlogistiqué.

Les résultats obtenus par Priestley se trouvèrent confirmés peu après

(1) Hales, *loc. cit.*, p. 263.

(2) Bonnet, *Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes.*

par Ingenhouz, qui montra, en outre, qu'une plante mise à l'obscurité « donne un peu d'air, mais tout à fait incapable de servir à la res-
« piration, et en général si empoisonné qu'une flamme s'y éteint
« dans un instant et qu'un animal y trouverait la mort en quelques
« secondes » (1).

D'où provenait l'oxygène que Bonnet, Priestley et Ingenhouz avaient vu se dégager des feuilles placées au soleil ? Senebier, reprenant les expériences de ses devanciers, établit que ce gaz résultait de la décomposition par la plante de l'acide carbonique absorbé dans l'air par les feuilles ou, dans la terre, en dissolution dans l'eau par les racines (2).

Perfectionnant les méthodes d'investigation, de Saussure montra que l'oxygène rejeté est toujours mêlé d'azote, que son volume est à peu près celui de l'acide carbonique décomposé, et que l'acide carbonique mêlé à l'air en faibles proportions n'est favorable à la végétation que s'il est décomposé par les organes verts (3).

Tous les observateurs précédents s'étaient contentés d'expérimenter sur des feuilles et des rameaux feuillés fraîchement détachés de leur tronc. Une semblable méthode donnant lieu à de sérieuses objections, M. Boussingault la modifia de façon à observer l'action de branches feuillées tenant à leur pied et introduites dans un récipient plein d'air. Les détails de ces célèbres expériences sont trop connus pour que je les rapporte ici (4), me bornant à rappeler que cet éminent physiologiste constata ainsi que l'air se dépouillait des trois quarts de son acide carbonique en traversant l'espace où vivait la branche éclairée par le soleil.

Plusieurs années après, des expériences analogues furent entreprises en Allemagne par Vogel et Witwer, et conduisirent à des résultats absolument comparables pour tout ce qui avait rapport à la respiration diurne des feuilles (5).

(1) Ingenhouz, *Ueber Ernährung der Pflanz. und Fruchtbarkeit der Bodens*, Leipsig, 1798, p. 67.

(2) Senebier, *Physiologie végétale*, t. III, p. 197.

(3) De Saussure, *Recherches chimiques*, etc., p. 53.

(4) Boussingault, *Économie rurale*, etc., t. I, p. 61. L'expérience date de 1840.

(5) A. Vogel et Witwer, *Ueber den einfluss der vegetation*, 1851, p. 265.

Lorsqu'on eut acquis ainsi la preuve expérimentale et certaine de la décomposition de l'acide carbonique de l'air, une nouvelle question se présenta : quel rapport existe-t-il entre l'acide carbonique inspiré et l'oxygène exhalé? De Saussure avait pensé que toute plante décomposant l'acide carbonique s'assimile une partie de l'oxygène contenu dans ce gaz, en même temps qu'elle fixe le carbone; ses expériences, entreprises sur des plantes plongées dans une atmosphère additionnée d'acide carbonique, furent reprises dans un semblable milieu par M. Boussingault, qui constata que, sur vingt-cinq expériences, huit lui donnaient un volume d'oxygène exhalé un peu plus grand que celui de l'acide carbonique absorbé, tandis que le contraire avait lieu dans tous les autres cas; rien ne semble donc plus variable que la relation entre l'acide carbonique inspiré et l'oxygène émis par les feuilles.

Étudiant les plantes respirant dans l'air normal, Vogel et Witwer ont montré que ces végétaux y versent plus d'oxygène que n'en renferme l'acide carbonique emprunté à l'atmosphère, ce qui tient à ce que leurs feuilles décomposent en même temps que l'acide carbonique inspiré, l'acide qui y est entré par la voie des racines. Unger s'est même efforcé de prouver que la plus grande partie du carbone fixé par les végétaux provenait de cette dernière source; mais ses résultats, dus à des calculs et non à des expériences, ont été formellement contredits par Corenwinder.

Pour terminer ce qui a trait à la respiration des feuilles au soleil, je dirai qu'elle s'exerce avec une activité variable selon la nature de ces organes ; ainsi les feuilles membraneuses inspirent par jour des quantités d'acide carbonique beaucoup plus considérables que celles qui sont absorbées par les feuilles charnues, etc.

b. A l'ombre.

D'une façon générale, on peut considérer l'interception incomplète des rayons solaires comme diminuant l'absorption de l'acide carbonique sans jamais cependant l'arrêter complétement (Duchartre). Il semble d'ailleurs qu'il y ait, pour certaines plantes, une sorte d'ac-

commodation à cet état. Cette question ayant été très-minutieusement étudiée par M. Duchartre (1), je ne puis que renvoyer à son mémoire pour tous les détails de cette question que certains observateurs ont singulièrement compliquée en décrivant simultanément les effets de l'ombre et ceux de l'obscurité.

II. Respiration des feuilles a l'obscurité.

Tant que les feuilles se trouvent placées à l'obscurité ou à une lumière très-faible, elles absorbent de l'oxygène et exhalent de l'acide carbonique. Si on les maintient longtemps dans cet état, elles ne produisent plus de chlorophylle et ne consolident plus leurs tissus; la transpiration se trouvant également suspendue, l'étiolement ne tarde pas à se produire.

De Saussure a montré que l'énergie de cet acte respiratoire variait énormément d'une plante à l'autre, selon la texture des feuilles, selon l'élévation de la température, etc. — Des expériences plus récentes et plus précises, dues à M. Boussingault, ont permis de se rendre un compte exact de la proportion d'oxygène absorbé et d'acide carbonique dégagé par centimètre carré de surface foliaire ; c'est ainsi, par exemple, que dix-huit expériences faites dans des atmosphères riches en acide carbonique ont montré que, au soleil, un mètre carré de feuilles

(1). Duchartre, *Recherches expérimentales sur la respiration* (*Comptes rendus*, t. XLII, 1856, p. 37 et suiv.).

Des expériences plus récentes, dues à M. Boussingault, ont conduit à des résultats analogues et montré que si, dans l'obscurité absolue, il n'y a pas d'oxygène ajouté au mélange gazeux, l'acide carbonique est encore décomposé par les feuilles, alors que la lumière ambiante est considérablement affaiblie.

M. Boussingault a également cherché à savoir si les feuilles développées dans l'obcurité décomposent immédiatement le gaz carbonique lorsqu'elles sont placées à la lumière. Tant que la teinte des feuilles étiolées et reposées à la lumière est demeurée le jaune n° 1, non rabattu, des cercles chromatiques de M. Chevreul, il n'y a pas eu décomposition d'acide carbonique. Quand la teinte des feuilles est devenu jaune-vert n° 1 non rabattu, il y a eu un faible indice de décomposition de ce gaz, aussi est-il naturel d'admettre qu'aussitôt qu'il y a présence de la chlorophylle, quelque minime qu'en soit la proportion, la feuille possède la faculté décomposante. (Boussingault, *Sur les fonctions des feuilles*, *Comptes rendus*, 1869, p. 410.)

de Laurier-rose décompose, en moyenne, 1[lit],108 d'acide carbonique par heure, tandis qu'à l'obscurité, cette même surface ne forme que seize fois moins du même gaz, résultat de la plus haute importance pour l'explication de la nutrition des plantes et de leur rôle dans la nature.

Les recherches de Vogel et Witwer, celles de Corenwinder conduisent au même résultat ; d'après ce dernier observateur, il existe une telle différence entre les quantités d'acide carbonique décomposées pendant le jour et rétablies durant la nuit, qu'il suffit parfois, le matin, à une feuille de rester exposée au soleil durant une demi-heure pour récupérer tout le carbone qu'elle a pu perdre pendant la nuit.

Respiration des feuilles colorées.

J'ai déjà eu l'occasion de rappeler, dans la troisième partie de cette Thèse, qu'un certain nombre de feuilles sont normalement rougeâtres, violettes, rosées, etc. ; or ces feuilles respirent comme les feuilles vertes, et de Saussure, se basant sur une expérience faite avec les feuilles pourpres d'un *Atriplex*, crut pouvoir admettre que la matière verte n'était nullement essentielle à cette décomposition de l'acide carbonique; mais ces études ont été reprises par M. Cloez qui, par des procédés purement chimiques, a montré qu'il existait dans le tissu de cette feuille rouge une certaine quantité de matière verte, et a établi que les feuilles ne décomposaient l'acide carbonique sous l'influence de la lumière qu'en raison de la chlorophylle qu'elles contenaient (1). Les résultats obtenus par l'analyse chimique se trouvent confirmés par l'examen anatomique, et les planches annexées à ce travail montrent que les feuilles normalement colorées renferment toujours de la chlorophylle (2).

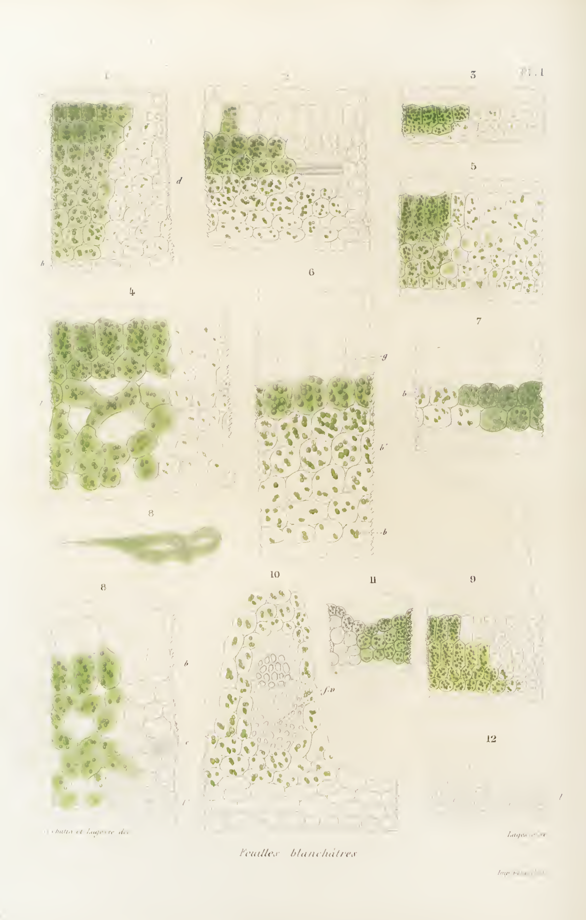
Tel est, en résumé, l'ensemble des échanges gazeux dont la feuille

(1) Cloez, *Remarques sur la décomposition de l'acide carbonique par les feuilles diversement colorées* (*Comptes rendus*, t. LVII, p. 834).

(2) Voy. Pl. II et III.

est le siége : à la lumière, il y a décomposition d'une certaine quantité d'acide carbonique et exhalation d'oxygène se répandant dans le milieu ambiant ; à l'obscurité, au contraire, la plante emprunte de l'oxygène à ce même milieu et y verse de l'acide carbonique. Des expériences dues à M. Garreau (1) tendent à prouver que ce dernier phénomène s'observe aussi, dans une certaine limite, chez les feuilles exposées à la lumière. Faut-il, comme l'ont fait trop souvent les botanistes, confondre sous un même nom des actes si distincts et, partant de là, déclarer que la respiration végétale est inverse de la respiration des animaux ? Je ne le pense pas, et je crois qu'une semblable conclusion est en désaccord avec les expériences modernes et avec tous les enseignements de la biologie : à la lumière, les cellules chlorophylliennes fixent le carbone et augmentent la masse du végétal, phénomène de nutrition ; à l'obscurité et même aussi à la lumière, elles absorbent de l'oxygène, brûlent ainsi une certaine quantité des tissus de la plante et respirent alors réellement. C'est donc par un véritable vice de langage qu'on a donné le nom de respiration à la fonction chlorophyllienne, car « il ne faut pas croire que les phé- « nomènes de respiration des végétaux soient d'une nature opposée « à ceux des animaux, ils sont au contraire identiques » (2).

(1) Garreau. *Ann. des Sc. nat.* 1851, t. XV, p. 35; t. XVI, p. 280, etc.
(2) Claude Bernard, *De la Physiologie générale*, 1872, p. 267.



Feuilles blanchâtres

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

FEUILLES PRÉSENTANT DES PARTIES BLANCHATRES.

Fig. 1. *Aucuba japonica.* — Les cellules des deux épidermes *a*, *b*, renferment parfois de rares grains de chlorophylle. Quant au parenchyme, on constate que ses cellules renferment ces grains en grande abondance dans les parties vertes (*c*) tandis qu'elles ne contiennent que des grains peu abondants et à peine glauques dans les parties répondant aux taches blanchâtres de la feuille (*v d*).

Fig. 2. *Ligustrum japonicum variegatum.* — Les cellules épidermiques sont vides, et ce caractère se retrouve presque constamment dans les éléments de l'assise sous-épidermique ; les utricules du mésophylle contiennent de la chlorophylle dans les parties vertes et quelques grains faiblement colorés dans les portions blanchâtres de la feuille.

Fig. 3. *Ægopodium Podagraria variegatum.*— Les cellules des deux épidermes sont vides, les cellules parenchymateuses contiennent des grains chlorophylliens ou des grains à peine glauques, selon qu'elles se trouvent dans une zone verte ou dans une zone blanche.

Fig. 4. *Codiæum variegatum.*— Même répartition des principes colorants; *l*, lacunes.

Fig. 5. *Pulmonaria officinalis.* — Dans les parties blanchâtres, les utricules du mésophylle ne renferment que de rares granules verdâtres.

Fig. 6. *Peperomiæ species variegata.* — Cellules épidermiques grandes et vides ; sous l'épiderme supérieur une assise de larges cellules ne renfermant qu'exception-

nellement des granules incolores tels que *g*; dans les parties blanchâtres (*b*, *b'*) les cellules mésophylliennes ne présentent que des grains peu nombreux et faiblement verdâtres.

Fig. 7. *Tradescantia zebrina.* — Dans les zones blanchâtres (*b*) les cellules du mésophylle ne renferment que quelques grains chlorophylliens.

Fig. 8. *Coprosmæ species variegata.* — Vue de la feuille veinée de vert et de blanc.

Fig. 8'. Coupe de la feuille précédente; dans les parties blanches (*b*, *b'*) les éléments du mésophylle ne contiennent que des grains incolores ou des raphides *c*.

Fig. 9. *Mentha piperita variegata.* — Dans les parties blanchâtres, rares grains incolores.

Fig. 10. *Iris fœtidissima vittata.* — Même localisation de la chlorophylle; *f*, *v*., faisceau fibro-vasculaire.

Fig. 11. *Arundo variegata.* — La teinte pâle est due à la même cause que dans les cas précédents.

Fig. 12. *Anthemis nobilis.* — Coupe d'un pétale montrant que les cellules du parenchyme ne renferment que des grains incolores et qu'entre ces utricules se trouvent de larges lacunes *l*, auxquelles le pétale doit sa vive couleur blanche.

PLANCHE II.

FEUILLES NORMALEMENT ROSES, ROUGES, ETC.

Fig. 1. *Perilla nankinensis.* — Les cellules du mésophylle (*m*) renferment de la chlorophylle, tandis que les utricules épidermiques (*a*, *b*) contiennent un liquide rosé qui donne à la feuille sa couleur.

Fig. 2. *Fagus sylvatica* (*purpurea*). — La chlorophylle est localisée dans le mésophylle, tandis que le liquide rougeâtre se trouve dans les cellules épidermiques qui sont parfois complétement vides (*v*, *v'*).

Fig. 3. *Achyranthes Werschaffeltii.* — Le liquide rouge se rencontre constamment dans les cellules épidermiques et parfois aussi dans les éléments du mésophylle, mais il est toujours peu coloré dans ces derniers et semble s'y être extravasé par rupture des cellules de l'épiderme; *p*, poil recourbé offrant les deux colorations verte et rouge.

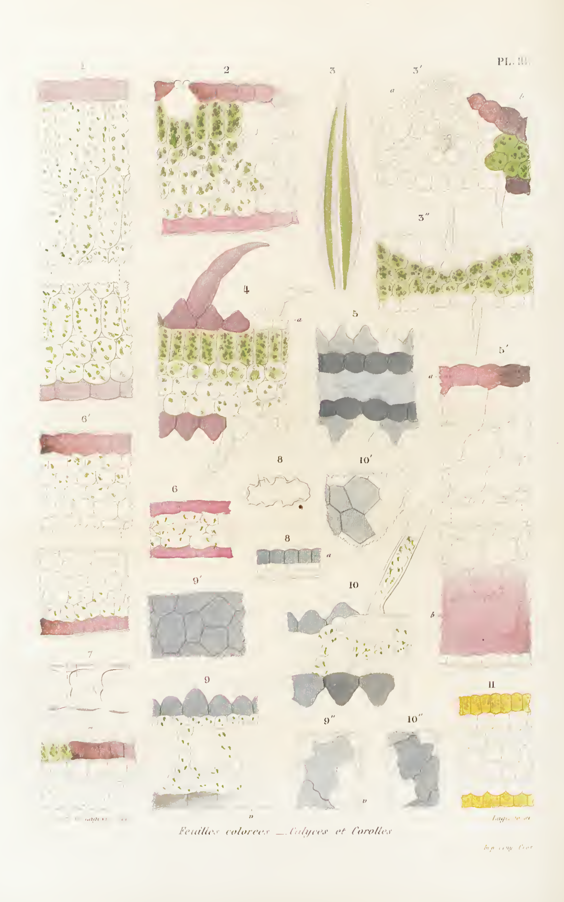
Fig. 4. *Betta vulgaris purpurescens.* — La matière rouge est encore localisée dans les cellules épidermiques, et ce n'est qu'exceptionnellement qu'on en trouve quelques traces dans les utricules du mésophylle.

Fig. 5. *Berberis violacea.* — Le liquide rose existe seulement dans les cellules des deux épidermes.

Fig. 6. *Strobilanthes Goldfussii* (var. *sabiniana*). — La feuille étant rouge sur sa



Feuilles colorées



Feuilles colorees — Calyces et Corolles

tace inférieure seule, la coupe montre que les cellules de l'épiderme supérieur (*a*) sont vides, tandis que celles de l'épiderme inférieur (*b*) sont colorées par un liquide qui se répand parfois dans les utricules voisins.

Fig. 7. *Ricinus sanguineus.* — Ici, la coloration n'existant qu'à la face supérieure, on constate que les cellules de l'épiderme correspondant (*a*) renferment seules, mais pas toutes le liquide colorant.

Fig. 8. *Begonia rex.* — Les cellules de l'épiderme inférieur sont seules colorées.

Fig. 9. *Orchis maculata.* — Liquide violet localisé dans les cellules de l'épiderme supérieur (*a*).

Fig. 10. *Pelargonium zonale.* — Même répartition de la matière colorante ; *c*, cristal.

Fig. 11. *Cissus marmorata.* — Les cellules de l'épiderme supérieur (*a*) renferment un liquide faiblement rosé, tandis que les éléments de l'épiderme inférieur (*b*) contiennent un liquide rouge beaucoup plus foncé.

Fig. 12. *Passiflora kermesina.* — Liquide violacé dans les deux épidermes.

Fig. 13. *Canna discolor.* — Même localisation de la matière colorante ; *f. v.*, faisceau fibro-vasculaire.

Fig. 14. *Calladium discolor.* — Liquide rose dans les cellules de l'épiderme supérieur.

Fig. 15. *Brassica oleracea purpurata.* — Le liquide colorant existe dans les deux épidermes et dans les cellules sous-jacentes.

PLANCHE III.

Feuilles colorées (suite). — Calyces et corolles.

Feuilles colorées.

Fig. 1. *Sedum Telephium.* — La coloration des feuilles est due à un liquide rose renfermé dans les cellules des deux épidermes.

Fig. 2. *Hibiscus Cooperi.* — Dans les parties rougeâtres de la feuille, les cellules épidermiques renferment un liquide coloré ; la surface foliaire semble d'ailleurs être le siége d'une sorte de desquamation.

Fig. 3-3″. *Oplismenus (Panicum) imbecillis.*

Fig. 3. — Vue de la feuille offrant des bandes longitudinales alternativement blanches, vertes et roses.

Fig. 3′. — Coupe passant par une zone blanchâtre (*a*) et une zone rose (*b*) ; on constate que, dans cette dernière, les cellules épidermiques sont remplies d'un liquide coloré, les utricules du mésophylle contenant de la chlorophylle, tandis que dans la

zone *a* les cellules épidermiques sont vides, et de rares grains incolores se remarquent seuls dans les éléments du mésophylle.

Fig. 3″. — Coupe menée par une zone verte. La structure est la même qu'en 3′*a*, mais les utricules épidermiques sont vides et laissent voir, par transparence, la teinte verte des cellules mésophylliennes.

Fig. 4. *Coleus Vershaffeltii.* — La coupe montre que les utricules épidermiques contiennent un liquide rose violacé dans les seules parties colorées et sont vides dans les autres points de la feuille tels que *a*.

Calyces et *Corolles*.

Fig. 5-5′. *Fuchsia coccinea.*

Fig. 5. — Corolle d'un violet bleu. Le liquide coloré se présente avec sa plus grande intensité dans les cellules de l'épiderme et de la couche immédiatement sous-jacente du mésophylle, mais on le rencontre également dans le reste du parenchyme, où il semble répandu à la suite de la rupture des éléments précédents.

Fig. 5′. — Calyce. On constate qu'à la face supérieure ou interne (*a*) le liquide rougeâtre est renfermé dans les cellules épidermiques, tandis qu'à la face inférieure (*b*), ce sont les assises sous-épidermiques qui le présentent.

Fig. 6-6′. *Punica Granatum.* — La corolle (6) et le calyce (6′) présentent un liquide rosé et contenu dans les cellules de leurs deux épidermes.

Fig. 7. *Althæa rosea.* — Coupe, grossie, d'un pétale : les cellules épidermiques renferment un liquide coloré et quelquefois, particularité remarquable, de la chlorophylle.

Fig. 8-8′. *Centaurea Cyanus.*

Fig. 8. — Coupe générale d'un pétale. — 8′, coupe plus grossie d'un segment de 8 : le liquide bleuâtre ne se trouve ordinairement que dans l'épiderme inférieur (*a*).

Fig. 9-9″. *Campanula Medium.*

Fig. 9. — Coupe d'un pétale montrant la matière colorante localisée dans les cellules épidermiques.

Fig. 9′. — L'épiderme supérieur ou de champ montrant ses éléments colorés d'une façon générale.

Fig. 9″. — Vue de l'épiderme inférieur (*v* en 9), dont quelques cellules, telles que *v*, sont vides.

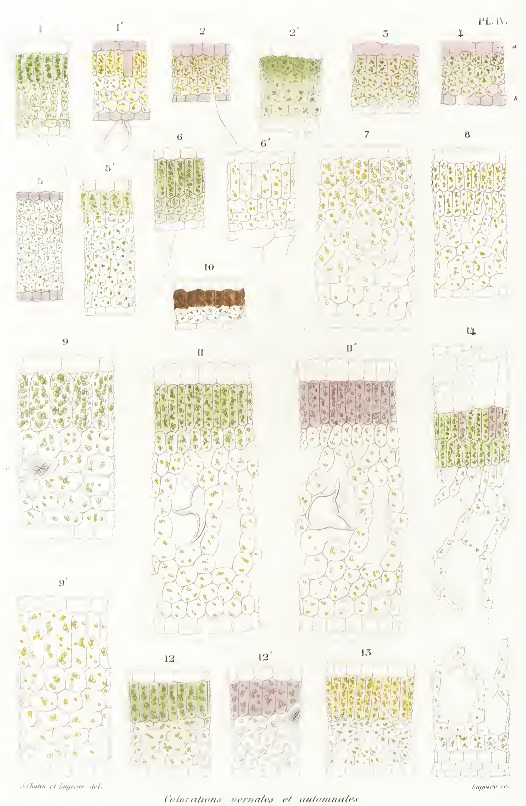
Fig. 10-10″. *Aconitum Stœrkianum.*

Fig. 10. — Coupe du calyce montrant la matière colorante répartie dans la plupart des éléments des deux épidermes.

Fig. 10′. — Vue de l'épiderme supérieur.

Fig. 10″. — Vue de l'épiderme inférieur.

Fig. 11. *Calendula officinalis.*—Coupe d'un pétale montrant, dans les cellules de ses épidermes un liquide jaunâtre y coexistant avec des grains de même couleur.



J. Chatin et Lagesse del.

Lagesse sc.

Colorations vernales et automnales

Imp. Geny Gros

PLANCHE IV.

COLORATIONS VERNALES ET AUTOMNALES.

Fig. 1-5'. — *Colorations vernales.*

Fig. 1-1' *Quercus sessiliflora.* — La feuille jeune et colorée (1') renferme un liquide rougeâtre dans les cellules de ses deux épidermes, tandis que la feuille adulte et verte (1) présente des cellules épidermiques vides.

Fig. 2-2'. *Rosa centifolia.* — Les jeunes feuilles telles que 2 présentent des épidermes colorés, tandis que ces mêmes tissus sont vides dans les feuilles vertes (2').

Fig. 3. *Punica Granatum.* — Feuilles présentant la coloration vernale rouge due à la même cause que dans les exemples précédents.

Fig. 4. *Cratægus Oxyacantha.*— Coupe d'une jeune feuille; *a*, *b*, épidermes colorés.

Fig. 5-5'. *Mahonia aquifolium.* — Jeune feuille à coloration vernale (5) et feuille plus âgée, simplement verte (5').

Fig. 6-14. — *Colorations automnales.*

Fig. 6-6'. *Tropæolum majus.* — Dans la feuille verte (6), les cellules de mésophylle renferment des grains de chlorophylle normalement colorés, tandis que dans la feuille jaunie (6'), ces mêmes utricules ne contiennent plus que des grains beaucoup plus rares et jaunâtres.

Fig. 7. *Prunus Laurocerasus.* — Feuille dont la coloration automnale est due à une semblable disposition.

Fig. 8. *Pyrus communis.* — Feuille automnale, aussi teinte en jaune.

Fig. 9-9'. *Fuchsia coccinea.*

Fig. 9. — Feuille verte (*r* raphides).

Fig. 9'. — Feuille à coloration automnale jaunâtre.

Fig. 10. *Æsculus Hippocastanum.* — Feuille à coloration automnale brune.

Fig. 11-11'. *Clayera japonica.*

Fig. 11. — Feuille verte.

Fig. 11'. — Feuille offrant la teinte automnale rouge localisée dans les cellules murales du mésophylle.

Fig. 12-12'. *Ampelopsis quinquefolia.* — Feuille verte (12) et feuille automnale rouge (12'); ici encore, coloration du parenchyme mural.

Fig. 13. *Cerasus avium.* — Feuille automnale jaunâtre; les cellules du mésophylle ne renferment plus que des grains jaunâtres.

Fig. 14. *Ficus elastica.*—Feuille observée à la fin d'août; la matière colorante rouge apparaît sur divers points du mésophylle mural et montre ainsi le début de la teinte automnale.

TABLE DES MATIÈRES.

Paris — Imprimerie Arnous de Rivière et Cᵉ, 26, rue Racine

